Zur Ortsbewegung der Schlangen und Schleichen

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde

genehmigt von der Philosophischen Fakultät
der Friedrich-Wilhelms-Universität zu Berlin

Von

Eduard Wiedemann
aus Duisburg in Preußen

Tag der Promotion: 15. Februar 1932
Tag der mündlichen Prüfung: 9. Juli 1931

1932

266

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41533918_0093

Zur Ortsbewegung der Schlangen und Schleichen

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde

genehmigt von der Philosophischen Fakultät
der Friedrich-Wilhelms-Universität zu Berlin

Von

Eduard Wiedemann
aus Duisburg in Preußen

Tag der Promotion: 15. Februar 1932
Tag der mündlichen Prüfung: 9. Juli 1931

1932

Referenten: Prof. Dr. R. Hesse.

Prof. Dr. C. Zimmer.

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

Abdruck aus den
Zoologischen Jahrbüchern. Bd. 50. Abt. f. Physiologie. 1932.
Begründet von J. W. Spengel.
Herausgegeben von M. Hartmann in Berlin-Dahlem u. R. Hesse in Berlin.
Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Inhalt.

Seite

A. Die Anatomie der Schlangen und Schleichen.
1. Das Skelet 557
2. Die Muskulatur des Rumpfes 560
3. Haut und Hautmuskulatur 563
B. Untersuchungen am lebenden Tier.
1. Material 567
2. Methodik 568
3. Die Bewegungstypen und Bewegungsprinzipien 572
4. Die Bedeutung der Muskulatur und Skeletelemente beim Kriechen der Schlangen 586
5. Die Bewegungsgruppen 587
C. Biologische Auswertung 590
D. Zusammenfassung 594
Literatur 596

A. Die Anatomie der Schlangen und Schleichen.

1. Das Skelet.

Bei der Darstellung des anatomischen Baues der Schlangen und Schleichen beschränke ich mich einmal auf diejenigen Verhältnisse, die für die Bewegung dieser Tiere von Bedeutung sind. Zum anderen fasse ich mich hierbei so kurz wie eben angängig, da die

Verhältnisse genügend bekannt und in einer großen Zahl spezieller wie allgemeiner anatomischer Arbeiten klargelegt sind. Aus diesen Gründen erübrigt sich eine langwierige Beschreibung der Wirbel, zumal ihr Bau aus den beigegebenen Photographien zur Genüge ersichtlich ist, besser als man es mit Worten ausdrücken könnte (Fig. 1). Da die Wirbel der Schlangen recht gut ausgebildete Zygapophysen haben, bilden sie eine feste Stütze für den langen Körper. Diese Zygapophysen lassen eine weitgehende seitliche Bewegung der Wirbelsäule zu, verhindern jedoch fast ganz ein Biegen

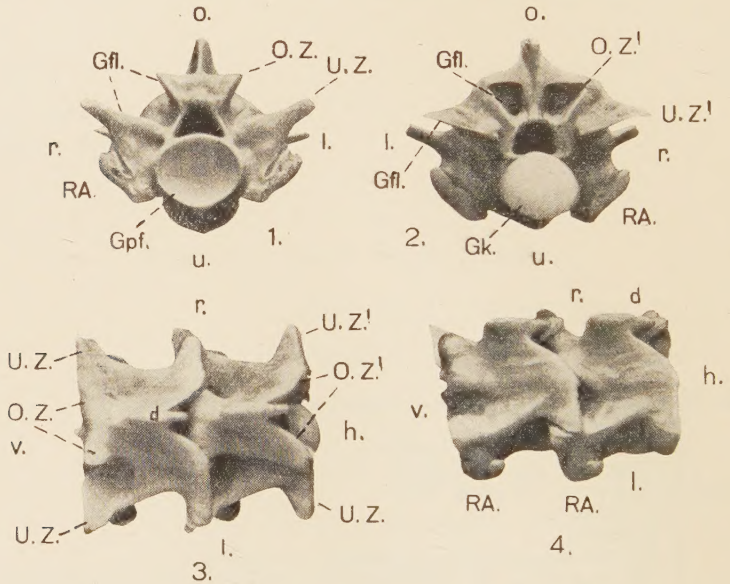

Fig. 1. Wirbel von *Boa constrictor*. *1* Wirbel von vorn. *2* von hinten. *3* von oben. *4* von der Seite (schräg). *o. Z* obere Zygapophyse. *u. Z* od. *Z* untere Zygapophyse (einzige der Schleichen). *Gpf* Gelenkpfanne. *Gk* Gelenkkopf. *RA* Rippenansatzfläche. *r, l, o, u, v, h* rechts, links, oben, unten, vorn, hinten.

nach oben oder unten. Infolgedessen sind die Tiere ohne große Muskelanstrengung in der Lage, große Teile ihres Körpers frei zu tragen. Zwar können die Schlangen ihren Körper auch hoch und abwärts biegen, jedoch kommt dies meist dadurch zustande, daß die Wirbelsäule seitlich verlagert und durchgebogen wird. Eine geringe dorsoventrale Beweglichkeit bleibt jedoch trotz der Zygapophysen bestehen. Bei den langen und dünnen Baumschlangen (*Dryophis*), deren Wirbel im Verhältnis zu anderen Schlangen sehr lang und dünn sind, zeigen die oberen Zygapophysen sehr schwache

Ausbildung, so daß hier eine ziemlich große dorsoventrale Beweglichkeit möglich ist. Wir werden sehen, daß dies mit der Lebens- und Bewegungsweise dieser Tiere gut in Einklang zu bringen ist. Die Wirbel der Schleichen (Fig. 2, *Ophisaurus*) sind den Schlangenwirbeln sehr ähnlich. Für diese Tiere gilt demnach dasselbe, was für die Schlangen gesagt wurde. Da auch die Rippen weitgehende Übereinstimmung zeigen, beschränke ich mich in der Darstellung auf die Schlangen. Wichtig für die Bewegung ist die Stellung der Rippen. Von oben gesehen bilden

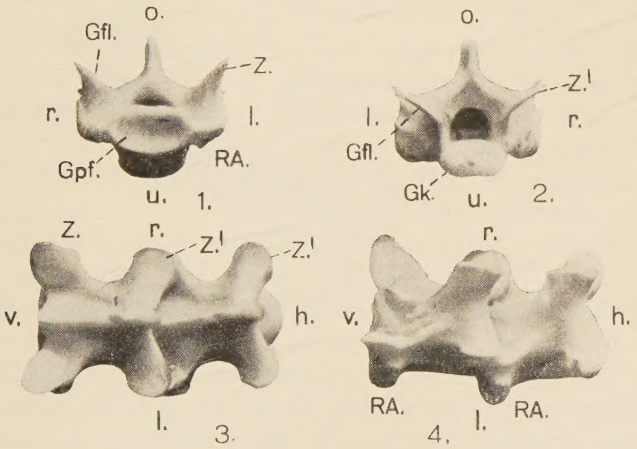

Fig. 2. Wirbel von *Ophisaurus* (vergr.). Man beachte die weit ausladenden unteren und das Fehlen der oberen Zygapophysen (bei vielen Schlangen 2 Zygapophysen). Abkürzungen wie auf Fig. 1.

sie mit der Wirbelsäule einen Winkel von 45—55° (nach hinten offen). Von der Seite gesehen beträgt dieser Winkel höchstens 45°, oft bedeutend weniger (nach Tierart und Atemstellung verschieden), so daß die Rippen auf einem Querschnitt durch das Tier ebenfalls als Querschnitte erscheinen. Es ist dies für die Bewegung von großer Bedeutung, da diese Lageverhältnisse bei der Betrachtung der Schlangenbewegung meist außer acht gelassen worden sind (vgl. Buffa). So hat man zu der Überzeugung kommen können, daß die Schlangen ihre Rippen etwa nach Tausendfüßerart wie Beinchen benutzen. Bei Betrachtung der natürlichen Lage der Rippen, deren Ende noch ein wenig nach innen und oben gebogen ist, muß diese Behauptung als Utopie erscheinen, ganz ab-

gesehen davon, daß es für das Tier wohl ziemlich zwecklos sein dürfte, wenn es mit den Rippen auf diese Art in seinem Hautschlauch herumkriechen könnte. Auf dem Röntgenschirm zeigt sich denn auch, daß die Rippen bei der Fortbewegung nur beim Schlängeln, Aufrollen usw. gebraucht werden, sowie beim Herauspressen der Bauchdecke beim Kriechen über Kanten, wobei sie mit einem größeren Teil ihrer Länge durch den nach vorn gerichteten Muskelzug durchgebogen werden, so daß sie gewissermaßen als Federn wirken.

2. Die Muskulatur des Rumpfes.

Zeigte schon das Skelet der Schlangen und Blindschleichen eine weitgehende Übereinstimmung, so läßt sich dies in noch höherem Maße von der Muskulatur sagen. Aus diesem Grunde kann ich mich in diesem Abschnitt darauf beschränken, nur die Rumpfmuskulatur der Schlangen zu beschreiben. Bei den Schleichen finden wir dieselben Verhältnisse wieder.

Die gesamte Muskulatur des Rumpfes bildet eine in sich abgeschlossene straffe Einheit, die es dem Tiere ermöglicht, seitliche Windungen, enge wie weite, auszuführen sowie einen erheblichen Teil des Körpers gerade zu strecken, frei zu tragen oder hochzubiegen. Die epaxonische Muskulatur ist von der hypaxonischen durch Bindegewebssepten deutlich getrennt. Die einzelnen Wirbelkörper werden durch die Muskeln des Transverso-spinalis-Systems miteinander verbunden, durch deren Kontraktion der Körper nach oben gebogen bzw. beim Kriechen über Hindernisse, Spalten u. dgl. gestreckt gehalten werden kann. Dieses Muskelsystem liegt dorsal von den Wirbelkörpern seitlich den Processus spinosi an. Durch Bindegewebssepten von diesem Muskelsystem getrennt liegt dorsal von den Processus transversi rechts und links das Longissimussystem (Versluys), was im wesentlichen den Zweck haben dürfte, die Wirbel gegeneinander zu bewegen, sowie das Transverso-spinalis-System zu unterstützen. An das Longissimussystem schließt sich laterad das Ileo-costalis-System an, dem der Hauptanteil an der Schlängelbewegung zukommt. Die Segmentierung ist bei diesen epaxonischen Muskeln nicht mehr deutlich ausgebildet, dagegen ist jedes einzelne System in eine Reihe schräg nebeneinander liegender Bündel aufgelöst, die zum Teil in sehr lange Sehnen auslaufen, wodurch die Entstehung der Schlängelbewegung begünstigt erscheint.

Von den hypaxonischen Muskeln sind bei den Schlangen und Blindschleichen außer den Intercostalmuskeln und dem Rectus, der die Hautmuskulatur darstellt, die Muskelmassen des Obliquus externus sowie die Hautrippenmuskeln von besonderer Bedeutung. Es ist in diesem Zusammenhange von Interesse, darauf hinzuweisen, daß bei *Ophisaurus* das Obliquussystem eine recht deutliche Segmentation zeigt.

Die Musculi costocutanei superiores (Fig. 3, 4, 5 *ccs*), jene von der Rippenmitte cranial zur Haut verlaufenden Muskeln sind nach

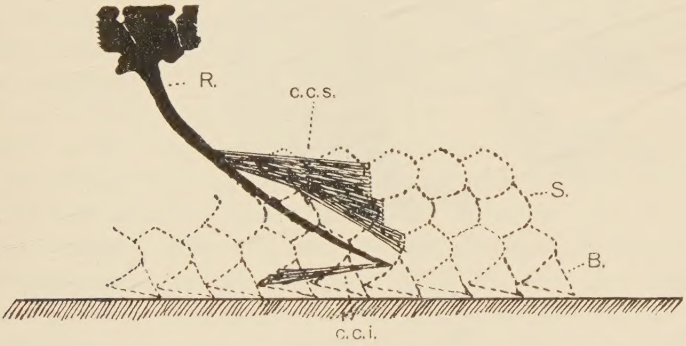

Fig. 3. Lage der Rippen und Hautrippenmuskulatur bei der Kreuzotter. In Anlehnung an Buffa. *B* Bauchschiene. *cci* M. costocutaneus inferior. *ccs* M. costocutaneus superior. *R* Rippe. *S* Seitenschuppe. Buffa hatte die Seitenschuppen, durch einen Trennungsstrich gekennzeichnet, der Einfachheit halber genau so gezeichnet, wie die Bauchschuppen, also auch im Längsschnitt. Er weist im Text und in der Bildunterschrift ausdrücklich darauf hin. Aus unverständlichen Gründen ist in neueren Büchern, in denen Buffa's bekanntes Schema benutzt wurde, z. B. Remane (s. Lit. 11) dieser Hinweis nicht nur weggelassen, sondern außerdem noch dieser Teil der Haut als Bauchhaut bezeichnet worden, was zu ganz unmöglichen Vorstellungen über die Schlangenbewegung geführt hat. Daher erwies es sich als notwendig, das klare übersichtliche Schema Buffa's durch eine naturgetreue Wiedergabe der Verhältnisse zu ersetzen.

Buffa homolog dem M. obliquus externus profundus und dem M. obliquus externus superficialis der Eidechsen; die Mm. costocutanei inferiores (Fig. 3, 4, 5 *cci*), die von den Rippenenden caudad zur Hautmuskulatur hinziehen, sind den Mm. intercostales scalares der Eidechsen homolog.

Durch Buffa's Arbeit über die Hautmuskulatur der Schlangen, die zum Teil unrichtig in der späteren Literatur übernommen ist, deren schematische Zeichnungen jedoch auch Ungenauigkeiten aufweisen, die zu Mißverständnissen führen mußten, ist der Hautrippenmuskulatur der Schlangen die größte Bedeutung für die Bewegungen

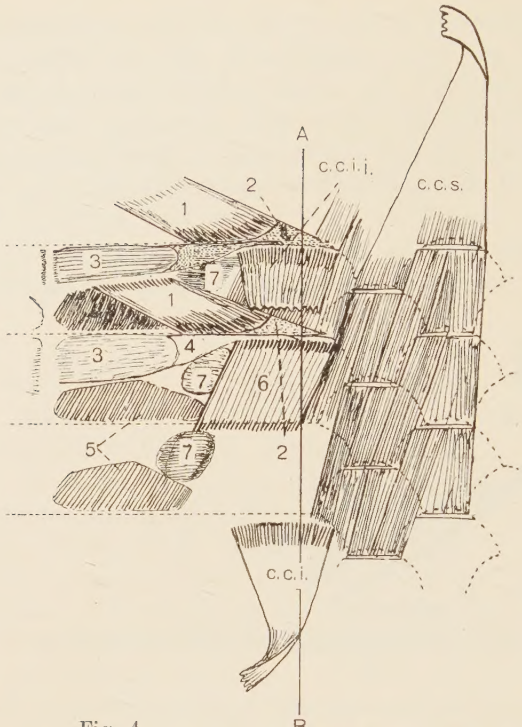

Fig. 4.

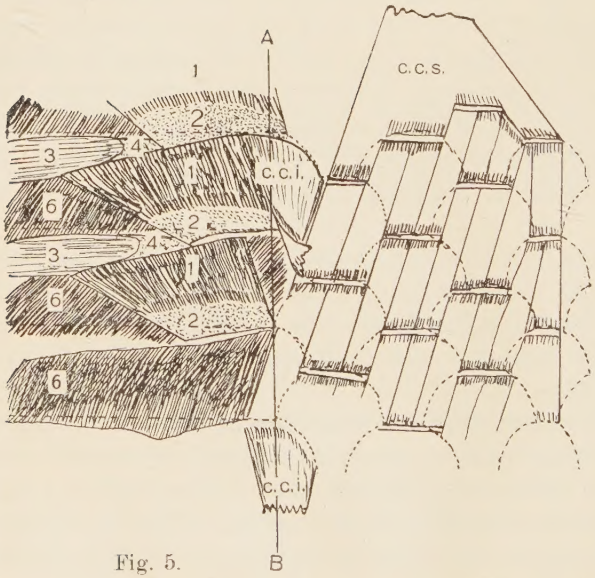

Fig. 5.

Fig. 4. Hautmuskulatur von *Zamenis gemonensis* (nach BUFFA). — Fig. 5. Hautmuskulatur von *Vipera berus* (nach BUFFA). Die Linie *A B* zeigt die Stelle der Haut an, an der sie nach oben gebogen ist, also den Boden nicht mehr berührt. *cci* Mm. costocutanei inferiores. *ccs* Mm. costocutanei superiores. *1* Mm. interscutales superficiales. *2* Aponeurosen dieser Muskeln. *3* Mm. scutales transversi. *4* Aponeurosen dieser Muskeln. *5* Mm. scutales trapezoidales. *6* Mm. interscutales profundi. *7* Mm. scutales ovales. Die punktierten Linien stellen die Schuppenränder dar. Man beachte die verschieden starke Ausbildung der Hautmuskulatur, besonders der Mm. *1* u. *6*. Die Abbildungen zeigen den Unterschied in der Muskulatur einer Lauf- und einer Kriechschlange.

dieser Tiere beigelegt worden. Dies hat zu einer Konstruktion der Schlangenbewegung geführt, die, wie später gezeigt werden soll, den wirklichen Verhältnissen nicht oder nur in seltenen Fällen entspricht. Aus diesen Gründen macht sich eine eingehende Behandlung der Haut- und Hautrippenmuskulatur notwendig, bei der ich mich im wesentlichen auf Buffa stützen werde (s. Fig. 3).

3. Haut und Hautmuskulatur.

Die Haut der Schlangen und Blindschleichen.

Die äußere Hautbedeckung der Schlangen besteht aus Schuppen und Schienen. Die Schienen bedecken bei den meisten Schlangen den ganzen Bauch. Nur bei einigen Formen mit besonderer Lebensweise wie *Typhlops*, *Hydrus* und *Illysia* fehlen sie ganz oder sind sehr klein. Bei den Riesenschlangen bedecken sie nur einen geringen Teil des Bauches. Dafür sind bei diesen Tieren stark verdickte und verbreiterte „Seitenschuppen" vorhanden, die denjenigen Teil des Rumpfes bedecken, der bei den übrigen Schlangen durch die Schienen eingenommen wird, also beim Kriechen den Boden berühren. Bei den Schleichen finden wir keine Schienen. Jedoch sind bei ihnen rein funktionell betrachtet diejenigen Schuppen des Bauches, die dem Boden aufliegen, den Schienen der Schlangen gleichzusetzen.

Da jede Schuppe und Schiene den Anfangsteil der nachfolgenden dachziegelartig überdeckt, und die Hautmuskulatur, wie wir noch sehen werden, den vorderen in der Haut liegenden Teil der Schuppe hochziehen und damit diese abspreizen kann, besitzen die Tiere in den Schuppen ein System von „Widerhaken", die ein Abrutschen nach hinten wirksam verhindern. In diesem Zusammenhang sei erwähnt, daß *Hydrus*, die nicht auf festem Untergrunde kriecht, sondern pelagisch lebt, keine freien Schuppenränder hat, und andererseits bei den Typhlopiden, die unterirdisch leben, die ganze Haut mit Muskulatur versehen ist, somit alle Schuppen aktiv abgespreizt werden können, was für sie von Vorteil ist, da bei der unterirdischen Lebensweise dieser Tiere alle Schuppen Widerstand finden. Bei den Schleichen sind die Schuppen durch Knocheneinlagerung verstärkt. Bei *Ophisaurus* bildet dieser Schuppenpanzer z. B. ein so festes System, daß ein Messer, mit dem ich ein solches Tier dekapitieren wollte, abbrach. Dieser Panzer kann wie eine Ziehharmonika in der Längsrichtung auseinandergezogen und zu-

sammengeschoben werden. Die einzelnen Glieder bilden jedoch feste Ringe, die in der Querrichtung nicht beweglich sind. Nur in der Seitenfalte sind die Schuppen weniger verknöchert, so daß hier Ausdehnung und Zusammenziehung möglich ist und das Tier auf diese Weise atmen kann. Bei den übrigen Schleichen ist die Verknöcherung nicht so stark: sie läßt eine Querausdehnung in geringem Maße noch zu. Bei Schlangen wie Schleichen bestehen die Schuppen in ihrem vorderen Teil aus starkem Bindegewebe: ebenso sind sie durch solche Bindegewebsmassen untereinander verbunden. Werden nun die Schuppen oder Schienen zusammengedrückt, wobei sie gleichzeitig abgespreizt werden, so ist das Bindegewebe vermöge seiner Elastizität bestrebt, die Schienen wieder in ihre alte Lage zurückzudrücken. Muskeln sind dazu nicht vorhanden, so daß die Behauptung, daß die Schlangen die Schienen wie Hebelchen aktiv zum Kriechen benutzen, sehr unwahrscheinlich und unhaltbar erscheint. Im zweiten Hauptabschnitt dieser Arbeit werden wir sehen, daß tatsächlich diese Hebelchenwirkung der einzelnen Schiene nicht nachzuweisen ist, wohl aber eine auf ganz anderer Grundlage beruhende Erscheinung möglicherweise als solche gedeutet werden könnte.

Die Haut der Schlangen ist überall durch lockeres Bindegewebe mit dem Körper verbunden, welches eine weitgehende Bewegung einzelner Hautpartien gestattet. An der dorsalen Mittellinie ist sie durch straffes Bindegewebe fest mit dem Körper verwachsen. Bei den Riesenschlangen fällt eine viel weitgehendere und festere Verbindung der ganzen Haut mit der Körpermuskulatur auf.

Die Hautmuskulatur.

Der Beschreibung der Hautmuskulatur lege ich die Arbeit Buffa's zugrunde. Zunächst halte ich mich an Buffa's Zeichnungen, die die Verhältnisse bei der Zornnatter, *Zamenis gemonensis*, sowie zum Vergleich die Hautmuskulatur der Kreuzotter, *Vipera berus* darstellen. Bezüglich der Nomenklatur der Hautmuskulatur richte ich mich ebenfalls nach Buffa. Die Schuppen sind nach Durchtrennung der Haut seitlich heruntergeklappt, so daß sie bei der Abbildung neben den Schienen liegen, während sie beim lebenden Tier den Boden nicht berühren. Die zu Buffa's Zeichnung (Fig. 4 und 5) von mir hinzugefügte Linie *A-B*, die von vorn nach hinten verläuft, kennzeichnet die Stellen, an denen die Haut nach oben gebogen ist und damit den Boden nicht mehr berührt. Somit stellt also der

links dieser Linie liegende Teil der Zeichnung die Partien der Schiene dar, die beim Kriechen dem Boden aufliegen und sich damit aktiv an der Bewegung beteiligen können. Dargestellt ist nur die rechte Hälfte der Hautmuskulatur, von der ventralen Mittellinie, der Linea alba an. Die linke Hälfte ist symmetrisch dazu zu denken.

Wir sehen zunächst und unterst einige quer verlaufende Muskelsysteme die Mm. scutales transversi (*3*) sowie die Mm. scutales ovales (*7*), die rechts und links der Linea alba liegen und auf derselben Schiene bleiben. Dahinter die von vorn außen nach hinten innen gerichteten Mm. scutales trapezoidales (*5*), die ebenfalls nicht auf die folgende Schiene übergreifen. Diese beiden Muskelsysteme können die Schiene in der Längs- und Querrichtung etwas biegen. Die nächste Muskelgruppe besteht aus einem von außen nach innen schräg gerichteten Muskel, dem M. interscutalis profundus (*6*) und dem umgekehrt verlaufenden M. interscutalis superficialis (*1*). Beide Muskeln ziehen vom vorderen Rande der ersten Schiene zum vorderen Rande der nächstfolgenden. Bei vielen Schlangen, vor allem den Kriechschlangen (vgl. *Vipera*), bilden diese beiden Muskeln die Hauptmasse der Hautmuskulatur, bei den Laufschlangen (siehe unten) sind sie relativ schwächer ausgebildet. Endlich finden wir jederseits den M. costocutaneus inferior (*cci*), der am äußersten Rande der Schiene ansetzt und nach hinten zum untersten Ende der zu diesem „Segment" gehörenden Rippe verläuft. Wie die Figur zeigt, bedeckt dieser Muskel nur einen Teil des Schienenabschnittes, der beim Kriechen den Boden berührt. An der Seite des Tieres ziehen von der Mitte der Rippen zur Haut die Mm. costocutanei superiores (*ccs*), die an zwei oder mehr Schuppenreihen ansetzen. Diese Schuppen sind noch durch eine Anzahl schräg nach unten verlaufender Hautmuskeln miteinander verbunden. Aus der Figur gehen diese Verhältnisse zur Genüge hervor.

Bei den Riesenschlangen haben wir ganz ähnliche Verhältnisse, nur daß ein Teil der Seitenschuppen in das Muskelsystem einbezogen ist, welches bei den übrigen Schlangen zur Schienenregion gehört. Auch hier reicht dieses Muskelsystem genau so weit, wie der Bauch den Boden berührt. Wir können also die ersten Seitenschuppen der Riesenschlangen in ihrer Bedeutung für die Bewegung dieser Tiere den Bauchschienen der übrigen Schlangen gleichsetzen. Leider muß ich darauf verzichten, auf die Unterschiede der Muskeln in den einzelnen Bewegungsgruppen unter den Schlangen (s. weiter

unten) genauer einzugehen. Es handelt sich im wesentlichen nur um graduelle Verschiedenheiten. In einer Anzahl sehr schöner Zeichnungen hat Buffa diese Verhältnisse klargelegt. Sie bilden eine glänzende Bestätigung der durch Beobachtung und Experiment aufgellten Bewegungsgruppen. Man vergleiche nur die Laufschlange *Zamenis gemonensis* mit der Kriechschlange *Vipera berus*.

Es bleibt nun noch auf die Schleichen einzugehen. In den Grundzügen ist die Hautmuskulatur genau so wie bei den Schlangen (vgl. Fig. 6 u. 7). Es fehlen jedoch die querverlaufenden Muskelschichten. Die Hauptmuskelmasse ist in ihrer Faser längsverlaufend,

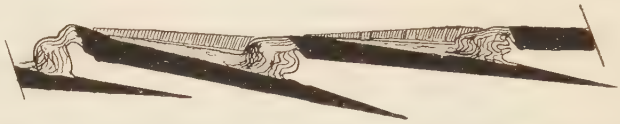

Fig. 6. Medianer Längsschnitt durch Haut und Hautmuskulatur der Ringelnatter *Tropidonotus natrix*. Nach einem mit Nucplascoll gefärbten Schnitt mit Zeichenspiegel gez. Schematisiert. Musk. quer, bindegewebige Schienenverbindungen längsgestreift, Schienen schwarz.

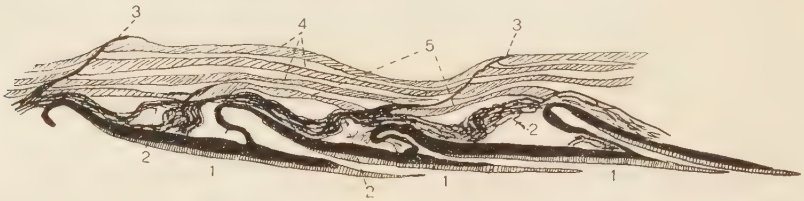

Fig. 7. Medianer Längsschnitt durch eine Blindschleiche. Nach einem mit Säurealizarinblau-Anilinblau-Orange gefärbten Schnitt mit Zeichenspiegel gez. *1* Schuppen. *2* Bindegewebe. *3* bindegewebige Septen in der Hautmuskulatur (vgl. Text). *4* Hautmuskulatur, segmentiert. *5* Muskeln zwischen den Einzelschienen.

an den Seiten tritt dazu eine schräg von vorn innen nach hinten außen gerichtete Muskelschicht. Während bei den Schlangen zu jedem Rippenpaar eine Schiene gehört, bzw. eine Bauchschuppenreihe, ist die Zahl der Schuppenreihen bei den Schleichen nicht mit der Rippenzahl identisch. In den meisten Fällen finden sich zwei, mitunter auch drei bis vier Schuppenreihen, die zu einem Rippenpaar gehören. Die Hautmuskulatur ist jedoch genau wie die Hautrippenmuskulatur streng nach den Rippen angeordnet, so daß die einzelnen Muskelpartien stets eine Anzahl Schuppen überspringen, wie dies der Längsschnitt durch eine Blindschleiche (Fig. 7) zeigt. Da die übersprungenen Schuppen jedoch bei den Schleichen durch Bindegewebe mit der Hautmuskulatur verbunden sind, außerdem

aber in der mittleren Bauchregion des Tieres noch unter der Hauptmasse der segmentierten Hautmuskulatur Muskelfasern von Schuppe zu Schuppe verlaufen, finden wir bei den Schleichen für jede Schuppe wieder dieselben Verhältnisse vor, wie wir sie bei den Schlangen gesehen haben.

Die Hautmuskulatur der *Anguis*- und *Chalcides*-Arten ist relativ schwach, die von *Ophisaurus* dagegen sehr viel stärker ausgebildet. Genau dieselben Verhältnisse finden wir bei den Schlangen, wo die Hautmuskulatur bei den schweren Riesenschlangen und großen Viperiden unverhältnismäßig viel stärker ausgebildet ist, als bei den kleinen Arten. Das gleiche gilt für junge und alte Tiere derselben Art. Die Deutung ist naheliegend: ein großes voluminöses Tier hat im Verhältnis zur Körpermasse eine wesentlich kleinere Kriechfläche, als ein ähnlich gebautes kleineres Tier. Der dadurch erforderliche größere Kraftaufwand macht stärkere Muskulatur erforderlich.

Eine ähnliche Analogie findet sich zwischen den Typhlopiden und den ebenfalls unterirdisch lebenden Amphisbaeniden. Bei *Typhlops* bedeckt die Hautmuskulatur 100 % der Haut, bei der Amphisbaenide *Lepidosternon* 92 %. Bei den oberirdisch lebenden Schlangen und Schleichen schwankt dieser Wert zwischen 47 % bei *Boa constrictor* und 79 % bei *Vipera berus* (Buffa). Die Musculi costocutanei verlaufen bei Schlangen und Schleichen einschließlich Amphisbaeniden in den Grundzügen vollkommen gleich. Bei *Ophisaurus* dagegen sind diese Verhältnisse durch die Längsfalte etwas verschoben. Die Costocutanei superiores setzen am oberen inneren Rande der Hautfalte an und bedecken auch noch einen geringen Teil der darüberliegenden Seitenschuppen. Die Costocutanei inferiores gehen mit ihrem obersten Teil an den unteren Rand der Falte und reichen bis zur Biegung der Haut, also bis an den den Boden berührenden Teil der Haut heran.

Auf die Wirkungsweise der beschriebenen Haut- und Hautrippenmuskulatur gehe ich im zweiten Teil dieser Arbeit näher ein.

B. Untersuchungen am lebenden Tier.

1. Material.

Die Bewegungsstudien an Schlangen und Schleichen, die in diesem Teil der vorliegenden Arbeit niedergelegt sind, wurden ermittelt durch systematische Beobachtungen und Experimente an Tieren, die zu diesem Zwecke zwei Jahre hindurch gehalten, bzw.

im Berliner Aquarium beobachtet wurden. Vervollständigt und wesentlich unterstützt wurden diese Beobachtungen durch eine fortlaufende Reihe von Aufzeichnungen meiner Schlangenbeobachtungen, beginnend mit dem Jahre 1925, durch die mir die Schlangen bereits bei Beginn der Bewegungsstudien längst vertraute Tiere waren, was für den Erfolg einer solchen Arbeit unumgänglich notwendig ist. Es würde zu weit führen, alle die Schlangenarten zu nennen, die beobachtet wurden; ich beschränke mich vielmehr auf diejenigen, mit denen ich Experimente ausführen konnte, oder die zu anatomischen Untersuchungen dienten. Nur zu anatomischen Untersuchungen wurden folgende Arten verwandt:

Boa constrictor L.
Python molurus L.
Dryophis prasinus Boie.
Typhlops philococos Wern.
Lepidosternon petersii Strauch.

Zu Versuchen und anatomischen Studien dienten:

Anguis fragilis L.
Ophisaurus apus Pall.
Chalcides tridactylus Laur.
Chalcides ocellatus Forsk.
Eunectes murinus L.
Vipera aspis L.
Vipera ammodytes L.
Vipera berus L.
Cerastes vipera L.
Tarbophis fallax Fleischm.
Coronella austriaca Laur.
Coronella girondica Daud.
Coluber longissimus Laur.
Coluber leopardinus Bp.
Coluber quattuorlineatus Lac.
Coelopeltis monspessulana Herm.
Tropidonotus natrix L.
Tropidonotus tesselatus Laur.
Tropidonotus viperinus Latr.
Zamenis gemonensis Laur. (mit Var.)
Zamenis dahli Fitz.

Die Tiere wurden in entsprechenden Behältern gehalten, ihrer Lebensweise entsprechend gepflegt und gediehen im allgemeinen recht gut. Selbst einige Kreuzottern konnten zur Annahme von Nahrung gebracht werden.

2. Methodik.

Der Betrachtung der Schlangenbewegung stellen sich zunächst eine ganze Reihe Schwierigkeiten in den Weg, da diese Tiere in ihren Bewegungen und Lebensäußerungen so mannigfaltig und verschieden sind, daß man sie gar nicht gemeinsam besprechen kann. Jedoch gerade diese Verschiedenheit bietet auf der anderen Seite die Möglichkeit, durch Auswahl verschiedener besonders typischer Bewegungsformen einzelner Arten das Wesentliche, das Bewegungsprinzip unter speziellen Bedingungen herauszusuchen, zu erkennen, zu definieren und dann auch bei anderen Schlangen nachzuweisen. Ich bin mir dessen wohl bewußt, daß sehr leicht subjektive Betrachtungsweise eine große, vielleicht auch irreführende Rolle hierbei

spielen kann. Andererseits ist auch für das Erkennen der Bewegungen der Schlangen eine sehr eingehende Kenntnis dieser Tiere erforderlich, wie sie meines Erachtens nur derjenige haben kann, der sich lange Zeit hindurch mit ihnen beschäftigt hat. Aus diesen Gründen mußte ich besonderen Wert darauf legen, Experimente anzugeben, die es auch dem minder geübten Beobachter ohne weiteres gestatten, diese Versuche nachzumachen und gegebenenfalls sich durch eigene Anschauung das Bild der Schlangenbewegung zu vervollständigen. In dieser Arbeit können natürlich nur eine Anzahl Typen der Schlangen herausgestellt werden, an denen sich einzelne Bewegungsformen besonders deutlich zeigen lassen. Meines Erachtens kann man aber ein Thema wie die Bewegung der Schlangen nur dann erfassen, wenn man das lebende Tier betrachtet. Die anatomischen Grundlagen müssen selbstverständlich gegeben sein; ihre richtige Deutung aber ist einzig und allein durch Lebendbeobachtung möglich. Am besten zeigt sich dies, wenn man bedenkt, zu welchem Bild die in ihrer Art vorzügliche Arbeit Buffa's geführt hat. Zwar hat der Autor ausdrücklich und wiederholt darauf hingewiesen, daß er nur die Hautmuskeln und ihre Bedeutung für die recht komplizierten Bewegungen der Schlangen behandelt habe. Man hat aber, vielleicht ohne die ganze Arbeit zu übersetzen, seine leider nicht ganz richtigen, auf Grund anatomischer Befunde gezeichneten Schemata übernommen und daraus etwas kritiklos die Bewegung der Schlangen konstruiert. Wenn man sich eine Riesenschlange oder eine Klapperschlange ansieht, erkennt man sofort, wie diese Bewegungsart aussieht, und daß diese Tiere sie zuweilen anwenden. Vergleicht man nun eine Ringelnatter damit, so sieht man ebensogut, daß diese Tiere sie nicht gebrauchen, daß überhaupt dieser Bewegungstyp bei der überwiegenden Mehrzahl der Schlangen gar keine Rolle spielt. Durch derartige trübe Erfahrung gewitzigt, habe ich in vorliegender Arbeit die anatomischen Befunde nur als Grundlage für die Lebendbeobachtung, für die Erkennung und Deutung der aus dieser gewonnenen Bilder benutzt. Damit habe ich die Gefahr, daß das Urteil hier und da etwas subjektiv ausfällt, mit in Kauf genommen, hoffe aber, dies möglichst weitgehend durch dauernde Wiederholung und immer wieder neue Kombinationen der Versuche ausgeschaltet zu haben.

Bei der im wesentlichen gleichartigen Muskulatur der Schlangen könnte man annehmen, daß sie auch derselben Bewegungen fähig sein müßten. Im großen und ganzen ist das der Fall, jedoch zeigt

sich, daß die einzelnen Arten sich unter gleichen Bedingungen oft ganz verschieden verhalten. Es wurden daher an die Schlangen im Experiment Anforderungen gestellt, die sie veranlassen sollten, einzelne Bewegungsarten besonders zu gebrauchen. Im folgenden habe ich sie als „Bewegungstypen" bezeichnet. Solcher Bewegungstypen ließen sich nun eine ganze Reihe unterscheiden. Zu diesem Zwecke mußten die Schlangen und Schleichen auf Glasscheiben, lockerem oder festem Sandboden, Steingeröll, Holzflächen und vielen anderen Unterlagen kriechen. Ferner mußten die Tiere auf glattem wie rauhem Untergrunde mit und ohne feste Stützpunkte kriechen, auf ausgespannten Drähten, Zweigen und Latten laufen, an Mauern, Bäumen u. dgl. in die Höhe klettern und vieles andere. Wichtig ist, daß man bei derartigen Versuchen die Tiere nicht erschreckt, so daß sie Fluchtversuche machen; aus diesem Grunde wurden die Versuchsanordnungen oft in die Behälter eingebaut. Besonders Kreuzottern eignen sich für solche Untersuchungen und Demonstrationen, da sie in der Regel viel umherkriechen, so daß die Geduld des Beobachters nicht auf allzu harte Proben gestellt wird. Um Wiederholungen zu vermeiden, gehe ich erst im Kapitel „Bewegungstypen" auf die Ergebnisse dieser Versuche ein.

Läßt man sich einige Schlangen über den bloßen Arm kriechen, oder durch die Finger klettern, so kann man recht gut fühlen, wie sie sich bewegen. Man merkt deutlich den Unterschied, wenn eine Äsculapnatter, eine Ringelnatter oder eine Kreuzotter am etwas schräg gehaltenen Arm hochklettert. Bei der Kreuzotter spürt man gut, wie sie mit den Schienen arbeitet, bei Coluber fast gar nicht. Dagegen preßt sich diese Schlange fest an den Arm an, was wiederum die Kreuzotter nicht tut. Die Ringelnatter endlich versucht auf dem Arme genau so zu laufen, wie sie es in schwierigem ebenen Gelände zu tun pflegt. Von einer Schienenarbeit ist bei ihr nichts zu fühlen.

Ein mit einer Anzahl Nägeln beschlagenes Brett bietet gute Gelegenheit, die Schlangenbewegung bei Vorhandensein von Seitenwiderstand und festen Stützpunkten zu beobachten. Gänge, die aus rauhen oder glatten Latten gebaut sind und mit Glas abgedeckt werden können, zeigen die Bewegung in Spalten, Erdgängen u. dgl. Wenn man diese Vorrichtung so stellt, daß die Schlange mit der Seite oder dem Bauche die Glasscheibe berührt, kann man auch die Bewegungen der Schuppen oder Schienen sehr gut sehen.

Ferner mußten Tiere über berußtes Glanzpapier laufen, wo sie charakteristische Spuren hinterlassen. Während des Kriechens sind

diese Spuren für die Erkenntnis der Bewegungsweise sehr wertvoll, jedoch geben sie leider keine Dokumente ab, die man auch nach dem Versuche noch verwenden kann, da die Tiere mit jeder Bewegung die vorher aufgezeichneten Spuren wieder verwischen, beim Abnehmen aber so um sich schlagen, daß sie nun erst recht die älteren Aufzeichnungen unbrauchbar machen. Jedoch zeigt sich bei diesen Versuchen deutlich, daß z. B. Ringelnattern einmal nur mit Teilen des Bauches den Boden berühren, zum anderen nur mit den Kanten der Schienen der Unterlage aufliegen, so daß sie beim Schlängeln lauter parallele Bahnen zeichnen, quer zur Fortbewegungsrichtung. Auch auf diese Versuche komme ich noch zurück.

Um den Weg einer einzelnen Schiene beim Schlängeln zu beobachten und aufzuzeichnen, wurde einer Ringelnatter an dem nach oben gebogenen Teil einer Schiene jederseits ein Druckknopf angenäht, woran zum Versuch eine kleine Apparatur angebracht wurde. Diese bestand im wesentlichen aus 2 kleinen Papierbehältern, aus denen unten ein Wattebausch heraushing, der links mit roter, rechts mit grüner Farbe getränkt war. Somit mußte das Tier also den Weg der Schiene genau aufzeichnen. Bei diesen wie den vorigen Versuchen ist zu berücksichtigen, daß die Tiere auf einem glatten Medium, dem Papier kriechen mußten, und infolgedessen nur schlecht vorwärts kommen konnten. Trotzdem ließen sich aus ihren Aufzeichnungen für das Schlängeln wichtige Resultate herauslesen.

In Äthernarkose wurden bei einigen Schlangen Teile der costocutanen Muskulatur durchschnitten. Die Wunden verheilten, wenn das Tier die Narkose überstand, stets recht gut und schnell. Wenn die gesamte costocutane Muskulatur durchtrennt werden sollte, was übrigens stets nur einseitig geschah, wurde die Haut in etwa $^2/_3$ Höhe des Tieres der Länge nach 4 cm weit aufgeschnitten und mit einem Skalpell die Muskulatur durchtrennt, soweit das Messer reichte. Sollten nur die Costocutanei superiores durchtrennt werden, dann wurde die Haut eingeschnitten und ein langes, aus einem plattgeschlagenen Draht gefertigtes Messer eingeschoben und dann hochgedrückt. So wurde auf eine Strecke von etwa 15 cm die Muskulatur zerstört. Nach den Versuchen wurde durch Sektion der Erfolg der Operation festgestellt. Die Veränderungen in der Bewegung des Tieres waren bei Nattern unbedeutend, jedoch deutlich nachweisbar.

Dekapitierte Schlangen lassen sich recht gut zu Bewegungsstudien verwenden, da sie noch lange Zeit Lebensäußerungen zeigen

und sich genau so bewegen wie gesunde Tiere, nur nicht so ungestüm, wenn man sie berührt, so daß man sich durch Fühlen über das Zustandekommen mancher Bewegungstypen orientieren kann. Die Ergebnisse dieser Untersuchungen sind sehr interessant, jedoch so mannigfaltig, daß ich sie an dieser Stelle nicht berichten kann. Sie sollen demnächst im Zusammenhang in einer besonderen reizphysiologischen Studie veröffentlich werden. Vorwegnehmen will ich nur einige für die Bewegungen wichtige Ergebnisse. Legt man eine geköpfte Schlange auf den Rücken, so dreht sie sich wieder um und kriecht nun in der normalen Lage weiter. Auf ein seitliches Berühren reagiert die Schlange sofort mit dem Bewegungsprinzip, welches sie beim Umkriechen fester Punkte anwendet. In Wasser gebracht, beginnt sie zu schlängeln. Eine dakapitierte Äsculapnatter klettert an einer unverputzten Mauer mit derselben Sicherheit wie eine gesunde, nur langsamer. Eine große Rolle bei der Auswahl der für ein gegebenes Gelände richtigen Bewegungstypen spielen Bewegungsreflexe, die durch Berührungsreize ausgelöst werden.

Endlich wurden Schlangen auf dem Röntgenschirm untersucht. Mit ganz weichen Strahlen und Benutzung geeigneter Blenden konnten die Rippen gut sichtbar gemacht und ihre Bewegungen beobachtet werden.

3. Die Bewegungstypen und Bewegungsprinzipien.

Unter „Bewegungstyp“ verstehe ich eine bestimmte Art der Bewegung, die für sich allein, oder in Verbindung mit anderen Bewegungsformen auftreten kann, und der Fortbewegung des Tieres dient. Es wird jedoch im folgenden auch des öfteren von „Bewegungsprinzip“ die Rede sein. Bewegungsprinzip ist in diesem Zusammenhang als Oberbegriff gedacht, zu dem sich Bewegungstypen vereinigen lassen, bei denen die Fortbewegung auf demselben „Prinzip“ beruht.

Als erster Bewegungstyp sei eine Form der Bewegung beschrieben, die wegen ihrer Ähnlichkeit mit der Bewegungsweise der Schnecken der „Schneckentyp“ genannt sei (Fig. 8). Dieser Bewegungstyp ist eine Erscheinungsform eines Bewegungsprinzips, welches „Schneckenprinzip“ genannt sei. Es handelt sich hierbei um eine von hinten nach vorn fortschreitende Wellenbewegung des ganzen Bauches. Besonders gut läßt sich dieser Bewegungstypus an Blindschleichen, *Ophisaurus* und Viperiden zeigen, wenn man die Tiere auf einer Glasscheibe kriechen läßt und dabei von

der Seite her betrachtet; um es deutlicher sichtbar zu machen, kann man die Tiere dabei auch am Schwanz ein wenig hochheben. Bei vielen Schlangen läßt sich dieser Bewegungstyp nur schwer nachweisen, da die Tiere bei den Versuchen stark schlängeln und dadurch die Beobachtung einzelner Bauchabschnitte unmöglich machen. Mit Geduld kommt man jedoch auch hier zum Ziel.

Man kann sich etwa ein Bild von dieser Bewegungsart machen, wenn man sich vorstellt, daß die Tiere ihren Bauch etwas anheben und ein kleines Stück weiter vor wieder hinlegen. Hervorgebracht wird diese Bewegung durch abwechselndes Spannen und Entspannen der Hautmuskulatur. An den operierten Tieren ließ sich zeigen, daß die Costocutanei superiores an dieser Bewegung gar nicht beteiligt sind, da nach Durchtrennung dieser Muskeln sich keine Störung der Wellenbewegung einstellte. Dort, wo auch die Costocutanei inferiores mit durchtrennt waren, trat diese Welle auch auf, schien jedoch in sofern gestört zu sein, als sie einmal nicht so

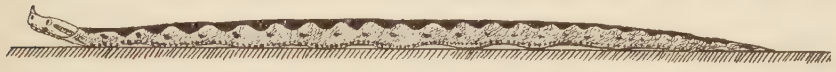

Fig. 8. Das Schneckenprinzip. Dargestellt an einer jungen *Vipera ammodytes*. Die Wellen sind nicht übertrieben, jedoch nur selten so deutlich zu sehen. Das Tier kroch während der Zeichnung vollkommen gerade gestreckt über einen Tisch. Halbe nat. Gr.

hoch war, wie an den nicht beschädigten Stellen, andererseits die Schienen an ihren Rändern nicht mitgehoben wurden, was sonst der Fall war. Es ist jedoch durchaus möglich, daß infolge des operativen Eingriffs unkontrollierbare Verletzungen anderer Art, vielleicht auch Schmerz, einen Einfluß auf die Bewegung ausüben.

Die Entstehung dieser Bewegung muß man sich folgendermaßen vorstellen. Durch Kontraktion der Hautmuskulatur werden die Schienen einander genähert. Dadurch schieben sie sich ineinander und werden nach oben gedrückt, da sie nur nach dorthin ausweichen können. Hierbei wirken vielleicht auch die Costocutanei inferiores an den Seitenpartien der Schienen mit. Ein aktives Anheben der Schienen muß man außerdem den schräg verlaufenden Hautmuskeln zuschreiben. Gleichzeitig mit dem Heben werden die Schienen mit ihren freien Rändern abgespreizt. Nun läßt die Muskelspannung von hinten nach vorn fortschreitend nach. Vermöge ihrer Elastizität streckt sich die Haut wieder, die Schienenränder drängen nach hinten und schieben, wenn sie einen Halt gefunden haben, den

Körper nach vorn. Eine große Rolle spielen hierbei die starken Bindegewebsmassen, die die Schienen untereinander verbinden, und das Bestreben haben, sie in die normale Lage zurückzuschieben. Dies läßt sich an einer getöteten Schlange nicht schwer zeigen, wenn man die Bauchhaut bei gestrecktem Körper des Tieres zusammenschiebt, wodurch die Schienen sich abspreizen. Beim Loslassen gleiten sie sofort wieder in ihre normale Lage zurück. Diese Wirkung der Schienen ist also eine indirekte Schubwirkung. Nun wirkt aber kurz nach dem Erschlaffen der Hautmuskulatur an einer bestimmten Stelle, und zwar gerade in dem Augenblick, wo die Schiene den Boden berührt, die nächstfolgende Kontraktionswelle auf diese Schiene und zieht sie damit etwas nach hinten. Erst in der Mitte der Kontraktionswelle wird dann die Schiene wieder angehoben und dann nach vorn gezogen. So kommt also zu der indirekten Schubwirkung der Schienen noch eine direkte, durch Muskelarbeit bewirkte hinzu. Es sei noch ein besonders instruktiver Versuch geschildert, der einmal die in diesem Falle allerdings festgehaltene Welle zeigt und gleichzeitig das Abspreizen der Schienen verdeutlicht. Man läßt eine Kreuzotter über Drahtgaze laufen und hält sie dann unter geringem Anheben am Schwanze fest, bei vorsichtigem Ziehen nach hinten. Dadurch werden diejenigen Schienen, die gerade den Untergrund berührten, stark abgestemmt, während die übrigen liegen bleiben.

Der eben beschriebene Bewegungstyp läßt sich bei allen von mir untersuchten Schlangen nachweisen, mit Ausnahme der Baumschlangen, die ich jedoch nicht genau genug untersuchen konnte, um einwandfrei das Fehlen dieses Bewegungstyps bei ihnen behaupten zu können.

Man sieht zuweilen Schlangen oder Schleichen vollkommen gerade gestreckt kriechen. Diese Bewegung beruht auf dem Schneckenprinzip. Wenn auch die einzelnen Wellen ziemlich rasch aufeinander folgen können, so ist doch das Stück, um das jede Welle das Tier vorwärts bringt, so klein, daß die Schlange auf diese Weise nur ziemlich langsam gefördert wird. Man sieht dies deutlich, wenn man Kreuzottern oder Schlingnattern auf geeignetem Gelände vollkommen geradeaus kriechen läßt. Die Tiere erreichen nur eine geringe Geschwindigkeit. Wenn die normalerweise schnell laufenden Schlangen sich einmal auf dieses Bewegungsprinzip allein verlassen müssen, kann man eine auffallend schnelle Ermüdung des Tieres feststellen. Es muß also diese Bewegungsweise eine ziemlich starke

Muskelarbeit erfordern. Daher ist es leicht verständlich, daß zu dieser wohl ursprünglichsten Bewegungsart immer neue, leistungsfähigere, aber auch einseitiger spezielisierte hinzutreten, die sie teilweise sogar ganz in den Hintergrund treten lassen, je schneller die Tiere zu laufen vermögen. Hand in Hand damit geht eine Abnahme der Hautmuskulatur und Streckung des Körpers.

Dem soeben beschriebenen Bewegungstyp sieht der von Buffa beschriebene, der auf dem Vor- und Zurückziehen der Bauchhaut beruht, in gewisser Weise ähnlich; man könnte ihn daher als eine quantitative Modifikation des Schneckenprinzips auffassen. Trotzdem habe ich mich zu einer Trennung der beiden Typen als Unterarten des Schneckenprinzips entschlossen, da der Schneckentyp und der Buffa'sche Typ — wie wir das Vor- und Zurückziehen der Bauchhaut kurz nennen wollen —, deutlich voneinander geschieden sind. Während beim Schneckentyp nur die Bauchschienen bzw. Bauchschuppen gehoben und gesenkt werden, wobei eine aktive Vor- oder Rückwärtsbewegung der Schienen nur sehr wenig erfolgt, ist das Vor- und Zurückziehen ganzer Teile der Bauchhaut beim Buffa'schen Bewegungstyp das eigentlich vorwärtstreibende Moment. Gemeinsam ist beiden Formen des Schneckenprinzips die von hinten nach vorn fortschreitende Wellenbewegung der Bauchhaut. Da jedoch beim Buffa'schen Bewegungstyp das Anheben der Bauchdecke eine ganz untergeordnete Rolle spielt, oft sogar gar nicht nachzuweisen ist, kann diese Bewegungsweise nur dann von Erfolg sein, wenn durch ein ziemlich erhebliches Körpergewicht die Schlange genügend Bodenwiderstand hat, so daß die Vorwärtsbewegung nicht durch das stellenweise Vorziehen der Bauchhaut beeinträchtigt wird. Daraus erklärt es sich, daß dieser Bewegungstyp auf die Riesenschlangen und die großen Viperiden beschränkt ist (siehe weiter unten im Kapitel Bewegungsgruppen). Äußerlich unterscheiden sich diese beiden Formen des Schneckenprinzips dadurch, daß man beim Schneckentyp die Wellen der Bauchhaut nur schwer sieht, während die sehr viel langsameren, auch die Seitenhaut einbeziehenden Vorwärts- und Rückwärtsbewegungen des Buffa'schen Typus sehr gut sichtbar sind. Auch bei diesem Bewegungstyp spielen die Haut- und Hautrippenmuskeln eine wesentliche Rolle. Vorgezogen werden die Schienen und Schuppen unter Mitwirkung der Costocutanei superiores, die jedoch, da sie an der Seite des Tieres ansetzen, nur diese Partien bewegen können. Beim Schneckentyp ist das nicht der Fall. Das Vorziehen der Bauch-

schienen muß jedoch den Hautmuskeln zugeschrieben werden. Daß tatsächlich die Mm. costocutanei superiores nicht auch die Bauchschiene mit vorziehen, zeigt sich daran, daß ruhende Schlangen oft Teile der Seitenhaut maximal nach vorn ziehen, ohne die Bauchschienen zu bewegen. Das Zurückziehen der Haut bzw. was dasselbe bedeutet, das Vorziehen des Körpers innerhalb der Haut, wenn diese am Boden befestigt ist, geschieht unter Mitwirkung der Mm. costocutanei inferiores. Da das bekannte Schema von Buffa die Lage der oberen Hautmuskeln falsch darstellt und damit zu großen Mißverständnissen Anlaß gegeben hat, gebe ich dieses Schema berichtigt wieder (Fig. 3). Es sei ausdrücklich darauf hingewiesen, daß diese Bewegungsform nur eine von vielen den Schlangen zu Gebote stehenden Möglichkeiten darstellt, die nur von ganz wenigen Gruppen zuweilen vorwiegend gebraucht wird. Für eine erfolgreiche Anwendung dieses Bewegungstyps ist es erforderlich, daß den Tieren genügend Bodenwiderstand zur Verfügung steht, was in erster Linie bei den großen und schweren Formen der Fall ist, während die kleineren Verwandten, sowie die Jungtiere sich anderer Bewegungsprinzipien bedienen müssen. Bei den Schleichen, die doch im Grunde genau dieselbe Muskulatur haben, wie die Schlangen, konnte ich trotz genauester Beobachtungen niemals auch nur eine Andeutung des Buffa'schen Bewegungstyps finden.

Demonstrieren läßt sich dieser Bewegungstyp an Kreuzottern, wenn man die Tiere über ausgespannte Drahtgaze oder schmale Latten kriechen läßt. Besser noch läßt er sich an Riesenschlangen und den großen Viperiden zeigen, da die Kreuzotter ihn nur in seltenen Fällen, fast nie ohne Zuhilfenahme anderer Bewegungsprinzipien anwendet. Bei Nattern ist er nur in ganz speziellen Fällen nachweisbar, z. B. im Lattengang oder bei *Coluber*, wenn die Tiere klettern; ferner als vorübergehender Versuch z. B. bei Ringelnattern, wenn die Tiere sich bemühen, an der Glasscheibe des Behälters in die Höhe zu klettern. Die Anwendungsweise dieses als die Bewegung der Schlangen beschriebenen Bewegungstyps ist also für die überwiegende Mehrzahl der Schlangen nur von ganz untergeordneter Bedeutung. Es ist in diesem Zusammenhange interessant, darauf hinzuweisen, daß diejenigen Schlangen, die sich tatsächlich dieser Bewegungsweise bedienen, eine auffallend stark ausgebildete Hautmuskulatur haben. Bei beiden Typen des Schneckenprinzips werden, wie sich auf dem Röntgenschirm zeigen ließ, die Rippen nicht mitbewegt.

Neben dem Schneckenprinzip beobachtet man zuweilen einen Bewegungstyp, der diesem in manchen Fällen ähnlich sieht, jedoch gar nichts mit ihm zu tun hat. An Kanten, über die die Schlange hinwegkriecht, preßt sie den Bauch durch Herausdrücken der Rippen nach unten. Aus Fig. 12 ist die Wirkungsweise dieses Bewegungsprinzips ersichtlich. Die Rippe wird durch die Mm. intercostales nach vorn gezogen, bis ihr Ende über die Kante hinausgezogen ist. Dabei wird sie durchgebogen und drückt dort, wo der Widerstand aufhört, also an der Kante, die Bauchhaut nach unten, wodurch das Tier gleichzeitig gegen ein Abrutschen nach hinten fixiert wird. Nun erschlafft der Muskelzug und die Rippe kehrt vermöge ihrer Elastizität in ihre alte Lage zurück, wodurch sie die Schlange nach vorn schiebt. In derselben Weise gebrauchen die Tiere ihre Rippen zuweilen auch beim Umkriechen fester Hindernisse, indem sie die Wirbelsäule derartig verlagern, daß die Rippen einer Seite wie an einer Kante wirken können (Röntgenschirm). Es ist dies der einzige Fall, daß die Tiere die Rippen beim Kriechen aktiv mitbenutzen. Auch den Schleichen ist diese Art der Bewegung möglich. Bei allen anderen Bewegungen wirken die Rippen nicht direkt mit.

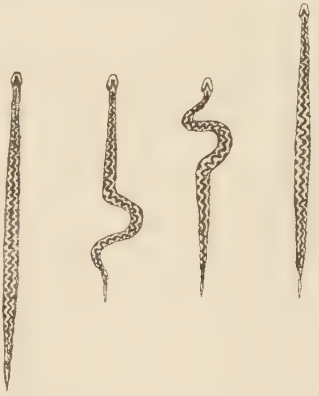

Fig. 9. Das Regenwurmprinzip. Dargestellt in 4 nacheinanderfolgenden Bewegungsstadien an der Kreuzotter. *Vipera berus.*

Der vierte Bewegungstyp, den ich wegen seiner Ähnlichkeit mit der Fortbewegungsweise des Regenwurmes das „Regenwurmprinzip" nenne (Fig. 9), besteht darin, daß die Schlange den vorderen Teil des Körpers vorschiebt, durch Abspreizen der Schienen fixiert, dann den hinteren Teil nachzieht, fixiert, um nun wieder den vorderen Teil vorzuschieben. Im Gegensatz zum Regenwurm muß dieses Vorstrecken und Nachziehen natürlich durch seitliche Biegungen des Körpers geschehen, durch Arbeit der Rumpfmuskulatur. Auf glattem Untergrunde, wo das Fixieren nicht möglich ist, wird nur ein geringer Teil des Körpers verschoben, wobei der Rest durch die Schwere genügenden Halt bietet. Dieses Bewegungsprinzip ist die sicherste Fortbewegungsart, die den Schlangen zu Gebote steht und selbst in schwierigstem Gelände nicht versagt. Es wird besonders

dann gebraucht, wenn die anderen Bewegungsformen nicht ausreichen, sei es beim Bergsteigen oder beim Kriechen über lockeren Sand oder glatten Boden. Bemerkenswert ist, daß die schnelllaufenden Nattern sich fast nie dieses Bewegungstyps bedienen, da sie in ihren Bewegungsmöglichkeiten so vollkommen sind, daß sie seiner fast nie bedürfen. Die Viperiden und Riesenschlangen, sowie die kleineren Nattern, z. B. *Coronella*, gebrauchen ihn überwiegend. Schleichen sind dazu nicht fähig, da ihre Hautpanzerung und die relativ unbewegliche Wirbelsäule die zu diesem Bewegungsprinzip notwendigen seitlichen Krümmungen nicht erlauben. Auch die echten Baumschlangen, sowie die überaus schlanken Formen wie z. B. *Zamenis dahli* wenden ihn nicht an. Dies zeigt sich sehr deutlich, wenn man eine Kreuzotter, eine Ringelnatter und eine *Zamenis dahli* nebeneinander auf eine Glasscheibe legt. Der Kreuzotter bereitet es fast gar keine Schwierigkeiten, vorwärts zu kommen. Die Ringelnatter versucht es in der Regel erst mit Schlängeln, wendet dann aber bald das Regenwurmprinzip an, während *Zamenis dahli* trotz heftigen Schlängels nicht von der Stelle kommt [1]).

Ein von allen Schlangen angewandtes Bewegungsprinzip beruht auf der Ausnutzung fester Stützpunkte zum Abstoßen (Fig. 10). Die Tiere kriechen unter Bildung einer S-Figur mit dem Vorderende des Körpers um den Gegenstand herum. Nun schieben sie gewissermaßen diese Krümmung nach hinten, wodurch sie selbst nach vorn geschoben werden. Es läßt sich dies leicht zeigen, wenn man eine Schlange auf eine Glasscheibe legt und ihr als Stützpunkt einen nicht zu leichten Gegenstand gibt, den sie gerade noch verschieben kann. Dann sieht man deutlich, wie sie durch diese S-förmige Krümmung der Wirbelsäule einmal den Gegenstand mit ihrer Windung festhält, und andererseits ihn mit dieser Windung nach hinten schiebt. Hervorgerufen wird diese Bewegung durch entsprechende Krümmungen der Wirbelsäule eventuell unter Zuhilfenahme der Hautrippenmuskulatur bei den Formen, die hierbei gleichzeitig den Buffa'schen Bewegungstyp anwenden.

Das Ausnutzen fester Stützpunkte zum Abstoßen finden wir bei allen Schlangen, jedoch wird es von den Nattern weit schneller und vollkommener gebraucht, als von den Ottern. Auch die

1) Junge Schlangen aller Art, deren Gewicht eine gewisse Grenze nicht überschreitet, vermögen mit Hilfe des Regenwurmprinzips an senkrechten Glasscheiben hochzukriechen, wenn die Scheiben so feucht sind, daß die Adhäsion des Wassers, das sich in diesem Falle zwischen Scheibe und Schlange befindet, groß genug ist, um die Schlange zu tragen.

Schleichen wenden es sehr viel an; sie benutzen sogar den Kopf zum Umgreifen der Stütze, was Schlangen nicht tun, jedoch sind sie wegen ihrer starren Hautpanzerung nicht in der Lage, dieses

Fig. 10. Benutzung fester Punkte zum Abstoßen. Dargestellt an *Tropidonotus natrix*.

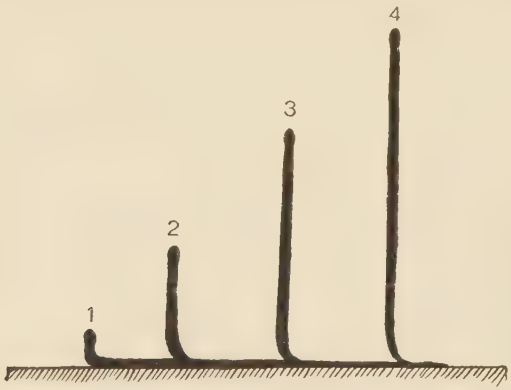

Fig. 11. Schema der Ausnutzung einer breiten Stütze durch *Anguis*. 4 einander folgende Lagen des Tieres.

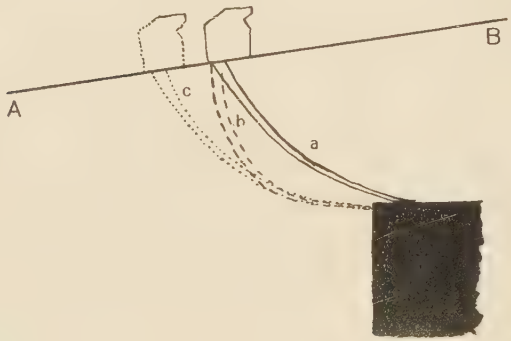

Fig. 12. Schema zur Verdeutlichung der Wirkungsweise der Rippen an Kanten. *A B* zeigt die Richtung der Wirbelsäule an. Das Schema zeigt den Weg einer Rippe und des zugehörigen Wirbels. Die Rippe gelangt aus der Lage a durch Muskelzug in die Lage b. Hört der Muskelzug auf, so streckt sie sich zur Lage c und schiebt dadurch das Tier vorwärts.

Bewegungsprinzip so geschickt anzuwenden wie die Schlangen. Häufig legt sich die Blindschleiche mit ihrer ganzen Länge seitlich an feste Stützpunkte an und bildet, wie Fig. 11 zeigt, am Vorder-

ende des Körpers einen rechten Winkel, den sie immer weiter nach hinten schiebt. Dadurch entfernt sich der Vorderkörper von der Stütze, während der anliegende Teil ein Abgleiten nach hinten verhindert.

Den folgenden Bewegungstyp, das eigentliche Schlängeln, habe ich nur bei Nattern beobachten können. Riesenschlangen und Viperiden sind dazu offenbar nicht in der Lage, wohl aber Schleichen, wenn auch nur sehr plump. Das Schlängeln besteht aus einer seitlich longitudinalen Wellenbewegung des ganzen Körpers. Um erfolgreich zu sein, bedarf es jedoch zunächst eines beiderseitigen Widerstandes. Im Wasser freilich, wo dieser Widerstand ohne weiteres gegeben ist, wenden alle Reptilien dieses Bewegungsprinzip an (Fig. 13). Das Schlängeln auf dem Lande hat jedoch nur äußerlich Ähnlichkeit mit dem Schwimmen der Tiere. Geschieht diese Bewegungsart zwischen Pflanzenstengeln oder in grobem Steingeröll, wo ebenfalls genügend Seitenwiderstand gegeben ist, so bietet ihre Erklärung keine wesentlichen Schwierigkeiten. Es würde in der Hauptsache eine schnelle und geschickte Ausnutzung fester Punkte sein. Dies läßt sich sehr schön zeigen, wenn man eine Ringelnatter über ein glattes Brett laufen läßt, in das man eine Anzahl Nägel eingeschlagen hat. Das natürliche Gelände dagegen bietet nur selten solche Bedingungen. Auf dem Rasen einer kahlgefressenen Weide, über die man oft Ringelnattern mit großer Geschwindigkeit laufen sehen kann, reicht der Widerstand der Grashalme nicht zur Erklärung dieser Bewegung aus. Hier tritt nun ein anderes Hilfsmittel hinzu. Auf dem berußten Papier läßt sich zeigen, daß jede einzelne Schiene nach Art der Fig. 14 einen Zickzackweg beschreibt, der schnell nach vorn führt. Es berühren immer nur diejenigen Bauchschienen den Boden, die gerade so gerichtet sind, daß sie bei der Bewegung das Tier nach vorn treiben. Sobald nun die Schiene sich durch die Wellenbewegung soweit gedreht hat, daß sie die Schlange wieder zurückschieben würde, wird sie hochgehoben und erst dann wieder hingelegt, wenn sie für die Bewegung nach vorn günstig gerichtet ist. Dieses „Umschalten" findet dadurch eine einfache Erklärung, daß sich zeigen läßt, daß die Wellenbewegung des Schlängelns so mit den Wellen des Schneckenprinzips gekoppelt ist, daß immer nur die für die Vorwärtsbewegung günstig gerichtete Schiene den Boden berührt, wodurch die Regulierung gewährleistet wird. Sind die Costocutanei einseitig durchschnitten (s. oben), so daß die Welle des Schneckentyps einseitig gestört ist,

so vermag die Natter nicht mehr geradeaus zu schlängeln, sondern rutscht nach der operierten Seite hin aus ihrer Bahn, wodurch sich die Bedeutung des Schneckentyps für das Schlängeln zeigt (Fig. 14).

In engen Gängen pressen sich Schlangen wie Schleichen durch kurze wellenförmige Biegungen der Wirbelsäule an und bewegen sich etwa nach Art des Regenwurmprinzips. Die Schlangen benutzen dabei auch das Vor- und Zurückziehen der Seitenhaut. Die Tiere pressen abwechselnd den Vorder- und Hinterkörper fest und ziehen den übrigen Teil vor.

Läßt man Schlangen über ausgespannte Drähte laufen, so balanzieren sie in der Art darauf entlang,

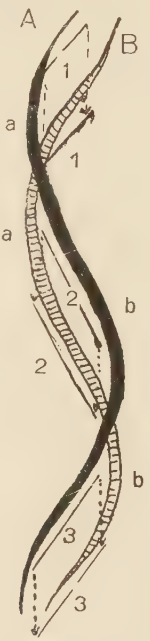

Fig. 13. Schlängelung der glatten Natter (*Coronella austriaca* Laur.) nach Momentaufnahmen von Marey. Aus Hesse-Doflein, Tierbau und Tierleben I.
Schema der Kraftwirkung bei der Schlängelung im Wasser. Nach Hesse.
Die beiden aus Hesse-Doflein, Tierbau und Tierleben, Vol. 1, wiedergegebenen Abbildungen verdeutlichen das bekannte vorwärtstreibende Prinzip beim Schlängeln in einem Medium mit allseitigem Widerstand. Das Wesentliche an dieser Schlängelbewegung ist das Fortschreiten der Wellen. „Wenn die vorderste Biegung von A, die mit *1* bezeichnet ist, in B bis *1'* fortgeschritten ist, so hat das etwa die gleiche Wirkung wie wenn eine Ruderplatte *1* von der Höhe des schlängelnden Körpers mit der gleichen Geschwindigkeit bis *1'* im Wasser rückwärts bewegt wäre, und ebenso *2—2'* und *3—3'*." Daraus geht das Wirken dieses Bewegungsprinzips zur Genüge hervor. Die zweite Abbildung zeigt an *Coronella*, wie die Wellen nach hinten durchgedrückt werden und damit das Tier vorwärtstreiben. Es sei auch an dieser Stelle nochmals darauf hingewiesen, daß das Schlängeln auf dem Lande auf ganz anderen Prinzipien beruht.

daß sie rechts und links abwechselnd eine Windung des Körpers seitlich dem Draht anlegen und sich dadurch festpressen (Fig. 15). Die meisten Schlangen bewegen sich nun nach dem Regenwurmprinzip und gleichzeitig dadurch, daß sie den Draht an all den Stellen, wo sie ihn berühren, nahezu senkrecht kreuzen, und sich

durch Herauspressen der Rippen wie an Kanten fortbewegen. Nur wenige Schlangen, z. B. die *Coluber*-Arten, sind hierbei imstande, mit der ganzen Länge gleichzeitig zu kriechen.

Manche Schlangen, so die *Coluber*-Arten, vermögen sich mit ihrer Bauchkante, die bei diesen Tieren besonders scharf ausgeprägt ist, in Spalten und Ritzen festzuklemmen, und können so an der Rinde von Bäumen und sogar an unverputzten Mauern hochklettern. Bei der Vorwärtsbewegung bedienen sie sich des Regenwurmprinzips, sowie des Vor- und Zurückziehens der Bauch- und Seitenhaut. An dünnen Bäumen dagegen klettern sie in genau derselben Weise hoch, wie sie über einen Draht balanzieren, indem sie auf beide Seiten herumgreifen und sich durch Druck nach innen anpressen.

Eine ganz eigenartige Bewegung findet sich bei den Arten der Gattung *Cerastes*, sowie *Crotalus cerastes*, die in lockerem Wüstensande leben. Wie aus der

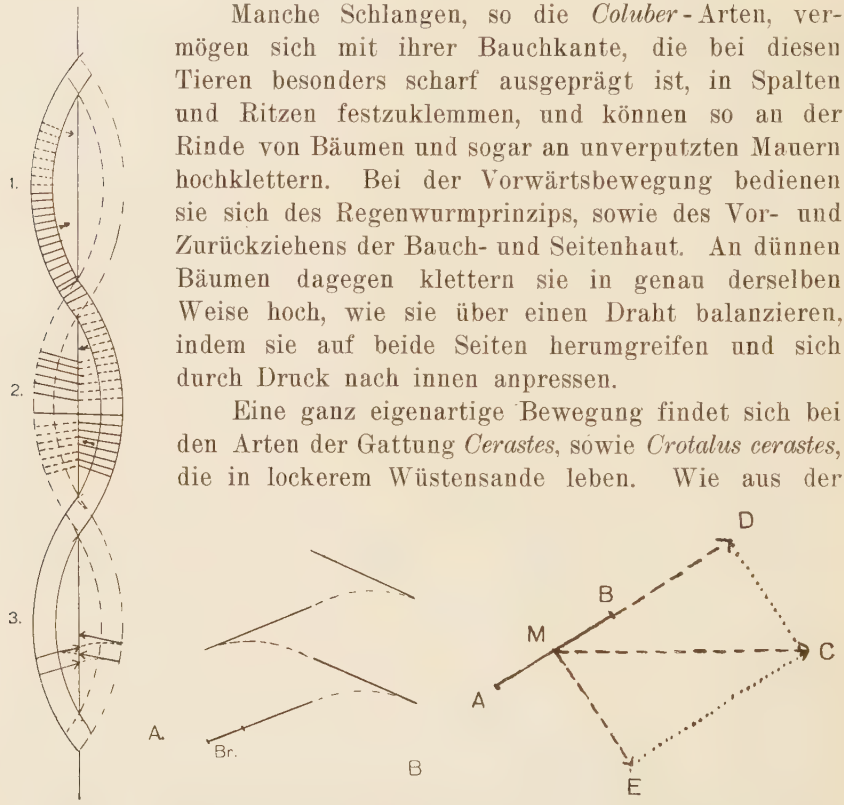

Fig. 14. Das Schlängeln auf einem Untergrunde, der keinen Seitenwiderstand bietet. A Welle stehend gezeichnet (in Wirklichkeit schreitet die Welle nach hinten fort, wodurch sich die Verhältnisse etwas verschieben und wesentlich komplizierter gestalten). Die gestrichelten Linien in *1* deuten die Schienen an, die gerade hochgehoben sind, die ausgezogenen, diejenigen, die dem Boden aufliegen. In *2* sind die Wege der einzelnen Schienen schematisch angedeutet. Punktiert = angehoben. In *3* der Weg einer Schiene bei mehreren hintereinanderfolgenden Wellen. B Der Weg einer Schiene beim Schlängeln. *Br* Breite einer Schiene. Die gestrichelten Linien zeigen wieder an, daß die Schiene auf diesem Teil des Weges angehoben ist. C Schema der Kraftwirkung am Mittelpunkt der Schiene *A. B.* Die Schiene *A. B* wird mit der Kraft *M. C* in Richtung *M. C* verschoben. Durch die Reibung auf dem Substrat wird diese Kraft in 2 Komponenten zerlegt, *M. E*, die durch das Substrat aufgenommen wird, und *M. D* die zur Vorwärtsbewegung in Richtung der Schiene nutzbar bleibt. Da jedoch das Substrat in den seltensten Fällen die ganze Kraft *M. C* aufnehmen wird, weil die Schiene der Schlange nicht den genügenden Halt hat, geht ein Teil der vortreibenden Kraft verloren. Dies äußert sich in dem „Schleifen" der Schlangen beim Schlängeln, welches auf glattem Boden besonders stark, auf rauhem Untergrunde sehr gering ist.

Betrachtung des Schneckenprinzips hervorgeht, versagt diese wichtigste Bewegungsart der Schlangen im lockeren Sande, sobald die Tiere schnellere Bewegungen ausführen, da der Untergrund nicht genügenden Halt bietet. Bei langsamem Kriechen bedient sich *Cerastes* des Buffa'schen Bewegungstyps, für schnellere Bewegungen haben nun diese Tiere eine Bewegungsart „erfunden", die unter den Reptilien etwas ganz Eigentümliches darstellt, ob-

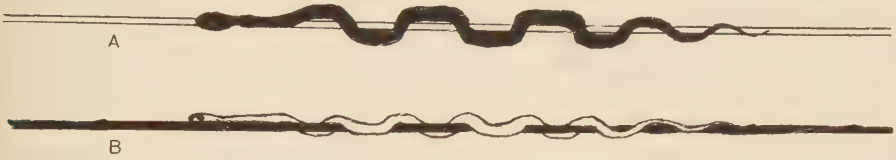

Fig. 15. *Coluber* beim Balanzieren auf einem Draht. A von oben, B von der Seite gesehen.

gleich sich auch bei anderen Viperiden, ja sogar schon bei Nattern, die ersten Anfänge zu einer solchen Bewegungsart finden in dem Hochheben der bewegten Körperstellen beim Regenwurmprinzip auf glattem Untergrunde, wo der liegenbleibende Teil des Körpers durch seine Schwere Halt bieten muß. So ist der im folgenden zu schildernde Bewegungstyp also ein besonders spezialisierter Fall des Regenwurmprinzips. Dieser Bewegungstyp ist nur schwer zu beschreiben (s. Fig. 16). Das Tier legt einmal den Kopf-, dann den Schwanzteil fest, bildet mit dem Körper eine S-Figur und bewegt sich unter Anheben der zu bewegenden Körperteile in der Art vorwärts, daß es abwechselnd den einen oder anderen „Schenkel" dieser S-Figur abrollt, während der festliegende Teil den dazu notwendigen Bodenwiderstand vermittelt. So „rollt" das Tier mit unglaublicher Geschwindigkeit über jeden Untergrund hinweg. Bei den Versuchen hatte ich stets Mühe, es wieder einzufangen, da es schneller läuft, als man ihm folgen kann. Es sieht sehr komisch aus, wenn diese Schlange, von der man natürlich annimmt, daß sie nach vorn kriecht, auf einmal zur Seite hin ausrückt. *Cerastes* zeichnet sich auch sonst noch durch merkwürdige Bewegungen aus, die zwar nicht gerade der Fortbewegung dienen, aber so eigen-

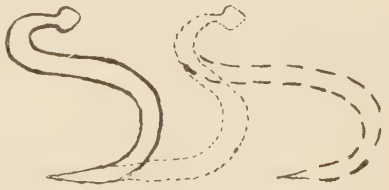

Fig. 16. Bewegungsphasen von *Cerastes vipera*.

tümlich sind, daß sie hier erwähnt seien. Das Tier vermag sich mit seitlichen Pendelbewegungen des ganzen Körpers in den Sand einzuwühlen. Mit dem Schwanze beginnt dieses „Graben" und in längstens einer halben Minute sehen nur noch die Augen und die Schnauzenspitze aus dem Sande hervor. Reizt man einen *Cerastes*, so zischt er nicht, sondern rollt seine Körperseiten aneinander ab und reibt dabei seine stark gekielten und abstehenden Seitenschuppen aneinander, so daß ein Rasseln entsteht, das dem Klappern eines *Crotalus* nicht unähnlich ist.

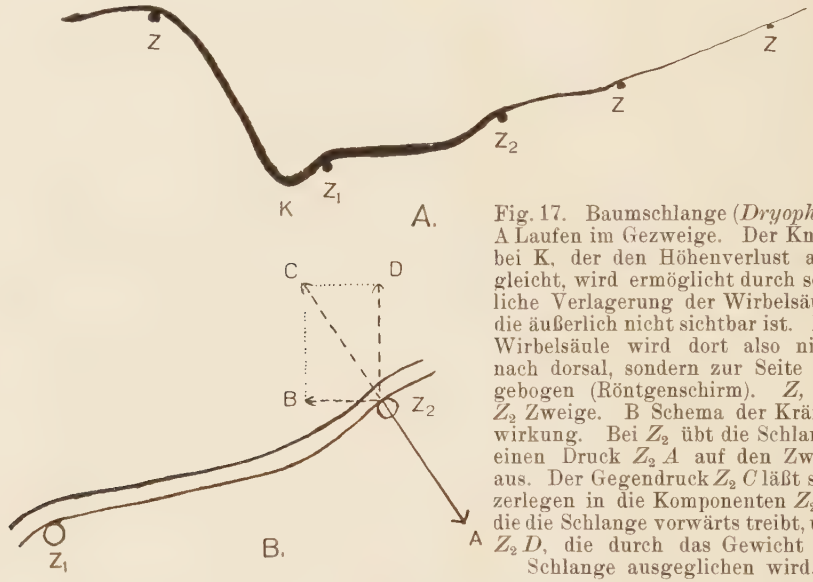

Fig. 17. Baumschlange (*Dryophis*). A Laufen im Gezweige. Der Knick bei K, der den Höhenverlust ausgleicht, wird ermöglicht durch seitliche Verlagerung der Wirbelsäule, die äußerlich nicht sichtbar ist. Die Wirbelsäule wird dort also nicht nach dorsal, sondern zur Seite hin gebogen (Röntgenschirm). Z, Z_1, Z_2 Zweige. B Schema der Kräftewirkung. Bei Z_2 übt die Schlange einen Druck $Z_2 A$ auf den Zweig aus. Der Gegendruck $Z_2 C$ läßt sich zerlegen in die Komponenten $Z_2 B$, die die Schlange vorwärts treibt, und $Z_2 D$, die durch das Gewicht der Schlange ausgeglichen wird.

Besonderer Beachtung bedarf noch die Bewegung der Baumschlangen. Schon BUFFA weist darauf hin, daß bei ihnen die Hautrippenmuskulatur rudimentär ist. Es ist leicht denkbar, da sich bei dem ständigen Aufenthalt in den Zweigen der Bäume den Tieren so wenig Angriffspunkte bieten, daß die Anwendung fast aller bis jetzt behandelten Bewegungstypen erfolglos ist. Lediglich das Regenwurmprinzip sowie die Ausnutzung fester Stützpunkte ist in den Zweigen möglich. Nur ein geringer Teil der in Frage stehenden Formen hat einen Wickelschwanz, die überwiegende Mehrzahl dagegen benutzt, soweit ich feststellen konnte, ihren Schwanz nicht zum Festhalten. Das „Laufen" der Baumschlangen hat man sich etwa folgendermaßen vorzustellen (Fig. 17): Im dichten Gezweige,

wo den Tieren überall zur Fortbewegung geeignete Stellen zur Verfügung stehen, gleiten sie auf einer gering nach unten geneigten Ebene. Die scharfkantigen Schienen, die sich bei allen echten Baumschlangen finden, verhindern ein Abgleiten nach hinten. Übt nun der Schlangenkörper einen nach hinten und unten gerichteten Druck auf die Zweige aus (s. Fig. 17B), so gleitet sie dadurch vorwärts. Diesen Druck bewirkt sie dadurch, daß sie die durchgebogene, vorn fixierte Wirbelsäule durch Zug der inneren unteren Rumpfmuskeln spannt. Den bei dieser Bewegungsweise unvermeidlichen Höhenverlust gleicht die Schlange dadurch wieder aus, daß sie immer wieder durch Hochbiegen des Vorderteiles des überaus langen Körpers höhere Zweige erreicht, sich dort fixiert und teils nach dem Regenwurmprinzip, teils in derselben Weise wie oben geschildert den übrigen Körper nachschiebt. Die Baumschlangen führen demnach neben dem dauernd gebrauchten, dem Baumleben entsprechend etwas abgeänderten Regenwurmprinzip eine Art „vertikales Schlängeln" aus. Das Festringeln mit dem Schwanze, was nur wenigen Arten, meistens „Baumkriechern" (siehe unten), zukommt, dürfte nur zur Befestigung des Körpers während der Ruhe dienen.

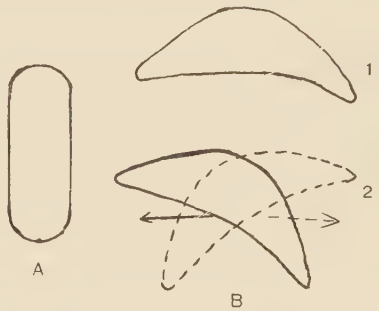

Fig. 18. Das Schwimmen der Seeschlangen und der Ringelnatter. A Querschnitt einer Seeschlange. B Querschnitt einer abgeplatteten Ringelnatter (*1*) (übertrieben). Beim Schwimmen (*B.2*) wird die konkave Seite nach außen gebogen. Der Pfeil zeigt die Richtung der Bewegung der zugehörigen Körperstelle an.

Zum Schluß sei noch auf das Schwimmen der Schlangen eingegangen. Die durch seitliche Abplattung an das Wasserleben besonders angepaßten Seeschlangen (Fig. 18 A) finden für die im Wasser von allen Reptilien ausgeführten Schlängelbewegungen den denkbar besten Seitenwiderstand, der sie mühelos und schnell schwimmen läßt. Die Arten der Gattung *Tropidonotus* können ihren Körper dorsoventral abplatten. Beim Schwimmen biegen sie die konkave Seite, die Bauchseite also, nach außen und erzielen auf diese Weise ein gutes Ruder (Fig. 18 B). Sie wenden diese Schwimmweise besonders dann an, wenn sie eine Beute tragen und über Wasser halten; ebenso auf der Flucht, jedoch auch nur, wenn sie den Kopf über Wasser tragen.

4. Die Bedeutung der Muskulatur und Skeletelemente beim Kriechen der Schlangen.

Nachdem ich nun die einzelnen Bewegungstypen besprochen habe, sei noch einmal kurz im Zusammenhang die Tätigkeit der Muskulatur und Skeletelemente bei der Fortbewegung der Schlangen dargestellt.

Über die Entstehung der Welle beim Schneckenprinzip wurde bereits gesagt, daß sie durch abwechselndes Spannen und Entspannen der die einzelnen Schienen verbindenden Hausmuskulatur hervorgebracht wird. (Wenn im folgenden von Schienen gesprochen wird, so sind darin diejenigen Schuppen der Schleichen und Riesenschlangen, die dem Boden aufliegen, einbegriffen.) Die schräg von vorn innen nach hinten außen laufenden Muskelelemente der Hautmuskulatur unterstützen das Hochheben des Bauches im Verein mit den Mm. costocutanei inferiores, die beim Heben der Schienenränder und damit auch beim Abspreizen dieser Partien beteiligt sein dürften. Wesentlich unterstützt durch die Hautmuskulatur besorgen die Mm. costocutanei das Hin- und Herziehen der Haut, wobei zu bedenken ist, daß die Costocutanei superiores an den Seiten des Tieres ansetzen und nur diese zu bewegen vermögen. Für die meisten Schlangen halte ich diese Tätigkeit der Hautrippenmuskeln für unbedeutend, da sie dieses Bewegungsprinzip überhaupt nicht anwenden. Bei den Schleichen, die diese Muskulatur sehr stark ausgebildet haben, läßt sich nicht einmal das Vorkommen dieses Bewegungsprinzips nachweisen.[1]) Dagegen ist es eine wesentliche Aufgabe der Costocutanei, beim Biegen und Aufrollen des Körpers einmal aktiv mitzuwirken, zum anderen zu verhindern, daß die Haut in Falten absteht, was sie bei operierten Tieren tut (ebenso beim Zusammenrollen toter Tiere) und dadurch die gesamten anderen Bewegungen stört. Endlich sind diese Muskeln von Bedeutung beim Kriechen durch enge Gänge, da sie beim seitlichen Anpressen die Haut vorziehen und damit dem Tier die Fortbewegung wesentlich erleichtern. Die Bewegungen

1) Die Annahme, daß die costocutane Muskulatur der Schlangen nicht die Bedeutung hat, die Schuppen und Schienen hin und her zu ziehen, wie Buffa behauptet, sondern in erster Linie beim Zustandekommen des Schlängelns von Bedeutung ist, wird bestätigt durch die Tatsache, daß bei den pelagisch lebenden Seeschlangen, z. B. *Hydrus*, diese Muskulatur auffallend stark entwickelt ist, während sie bei den Baumschlangen rudimentär ist. Bei der Buffa'schen Annahme müßte genau das Gegenteil der Fall sein. *Hydrus* schlängelt sehr gut, die Baumschlangen können nur sehr weite Windungen ausführen.

des Schlängelns, des Regenwurmprinzips, das Herauspressen der Rippen, sowie das Abstoßen an festen Punkten werden im wesentlichen von der Rumpfmuskulatur hervorgebracht. Die Rippen sind aktiv nur beim Herauspressen an Kanten, sowohl nach unten, als auch seitlich beteiligt, außerdem beim Schlängeln, wo auch die Wirbel mitbewegt werden.

Es sei noch besonders darauf hingewiesen, daß verschiedene Bewegungsarten nur in Verbindung mit anderen, in der Regel dem Schneckenprinzip, dem wichtigsten Bewegungstyp der Schlangen, vorkommen können. So ist z. B., wie schon gezeigt wurde, das Schlängeln auf glattem Boden ohne eine Verbindung mit dem Schneckenprinzip nicht denkbar. Ebenfalls das Vor- und Zurückziehen der Haut ist nur dann möglich, wenn gleichzeitig die Welle der obengenannten Bewegung auftritt, was ebenfalls leicht erklärbar ist, da der überwiegende Teil der Hautmuskulatur an beiden Bewegungen beteiligt ist. Die meisten anderen Bewegungen können selbständig auftreten, werden aber auch in den meisten Fällen mit anderen zusammen gebraucht.

5. Bewegungsgruppen.

Auf Grund der im vorigen Abschnitt geschilderten Bewegungen kann man die Schlangen in verschiedene Bewegungsgruppen einteilen, die sich in hohem Maße mit den biologischen Gruppen dieser Tiere decken.

I. Seeschlangen. Die Seeschlangen bilden bei ihrer von den übrigen Ophidiern vollkommen abweichenden Lebensweise und der damit verbundenen speziellen Anpassungen eine in sich vollkommen abgeschlossene Gruppe. Sie sind seitlich abgeplattet und fast nur auf Schwimmen eingestellt. Ein besonderes Eingehen auf diese Gruppe erübrigt sich. Interessant ist in diesem Zusammenhang, daß die *Tropidonotus*-Arten sich beim Schwimmen auch zuweilen abplatten, allerdings dorsoventral, und durch seitliches Drehen des Körpers einen ähnlichen Effekt erzielen, wie er bei den Seeschlangen durch den Körperbau von vorn herein gegeben ist.

II. Erdschlangen. Bei Behandlung dieser Gruppe muß ich mich leider nur auf Literaturangaben stützen, da mir lebendes Material nicht zur Verfügung stand. Der anatomische Bau dieser Schlangen ist von den übrigen Ordnungsgenossen etwas verschieden. So bedeckt die Hautmuskulatur bei *Typhlops* 100 %, bei *Illysia* 81 %, bei der Amphisbaenide *Lepidosternon* 91 % der Haut. Außerdem

besteht die äußere Hautbekleidung fast ausschließlich aus Schuppen, die alle gleich groß sind. Bei der unterirdischen Lebensweise dieser Tiere ist der Körper stets von allen Seiten von dem Medium, in dem sich das Tier bewegt, umgeben, so daß man wohl mit Recht aus den anatomischen Befunden den Schluß ziehen kann, daß sich diese Tiere bei der Fortbewegung der ganzen Haut bedienen. Da die Amphisbaeniden, obgleich sie zu den Schleichen gehören, mit den Erdschlangen solche Ähnlichkeit aufweisen, daß man sie lange Zeit zu diesen rechnete, erscheint es mir gerechtfertigt, sie in der biologischen Bewegungsgruppe mit diesen zusammenzustellen. Auch die Muskulatur von *Amphisbaena* ist der von *Typhlops* zum Verwechseln ähnlich, nur mit dem Unterschied, daß ein ganz schmaler Streifen am Rücken des Tieres nicht mit Hautmuskulatur besetzt ist. An *Amphisbaena* habe ich beobachten können, daß sie sich in der Erde zum Teil ähnlich bewegt, wie eine Blindschleiche.

III. Kriechschlangen. Diese Gruppe muß man noch in zwei Untergruppen teilen, die unter sich nicht unwesentlich verschieden sind, aber doch noch so viel gemeinsam haben und so viele Übergänge untereinander aufweisen, daß sich die Aufstellung zweier Gruppen nicht rechtfertigen ließe. Es handelt sich zunächst um diejenigen Schlangen, die infolge ihres großen Körpergewichtes sich in erster Linie bei langsamen geradlinigen Bewegungen des Vor- und Zurückziehens der Bauchhaut bedienen. Es wurde oben schon darauf hingewiesen, daß die erfolgreiche Anwendung dieses Bewegungsprinzips ein relativ erhebliches Körpergewicht zur Voraussetzung hat. In diese Gruppe gehören die Riesenschlangen und die großen Viperiden wie *Crotalus*, *Lachesis*, *Bitis* usw. Die kleinen Viperiden gehören in die zweite Untergruppe der Kriechschlangen; auf sie gehe ich weiter unten genauer ein. Es zeigt sich, daß sich junge *Crotalus* genau so bewegen, wie Kreuzottern, während die Bewegung der alten Tiere nicht mehr viel damit gemein hat. Auffallend ist bei den Vertretern dieser Bewegungsgruppe die relativ starke Entwicklung der Hautrippenmuskulatur und ganz besonders der Hautmuskulatur. Zur Vorwärtsbewegung bedienen sich diese Schlangen neben den allgemein verbreiteten Bewegungstypen, der Benutzung fester Punkte zum Abstoßen, der von Buffa beschriebenen Bewegungsart, wenn sie langsam kriechen. Bei schnellerem Kriechen nehmen sie das Regenwurmprinzip zu Hilfe. Im Gegensatz zu den großen Formen wenden die kleinen Viperiden das Vor- und Zurückziehen der Haut nur in schwierigem Gelände an, z. B. beim Klettern

im Gezweige, wo die Anwendung des für diese Gruppe sonst charakteristischen Regenwurmprinzips erschwert und erfolglos ist. Es besteht also zwischen den großen und kleinen Formen dieser Gruppe kein qualitativer, sondern nur ein quantitativer Unterschied in der Bewegungsart. Ein Schlängeln konnte bei allen bisher besprochenen Formen nur im Wasser beobachtet werden, auf dem Lande vermögen sie dieses Bewegungsprinzip nicht anzuwenden.

IV. Laufschlangen. Zu dieser Gruppe gehören sämtliche Nattern. Charakteristisch für sie ist das Schlängeln, das heißt die Fortbewegung durch seitliche Wellenbewegungen des ganzen Körpers. Einen gewissen Übergang von den Kriechschlangen zu dieser Gruppe bilden die kurzen Nattern, z. B. *Coronella austriaca*, die sich häufig des Regenwurmprinzips bedient. Auch die kletternden Formen wie *Coluber* und *Tarbophis*, die in den Zweigen sich ebenfalls mit Hilfe dieser Bewegungsart fortzubewegen pflegen, erinnern an die vorige Gruppe. Jedoch unterscheiden sich auch die kurzen Laufschlangen dadurch grundsätzlich von den Kriechschlangen, daß sie schlängeln können, wozu die Kriechschlangen nicht in der Lage sind. Die längeren Arten dieser Gruppe, *Tropidonotus*, *Coelopeltis*, *Zamenis* usw. sowie das europäische Extrem in dieser Richtung, *Zamenis dahli* zeichnen sich besonders dadurch aus, daß sie sehr schnell zu laufen vermögen. Während in schwierigem Gelände sich die meisten Laufschlangen zuweilen des Regenwurmprinzips bedienen, scheint *Zamenis dahli* dieses Prinzip nicht anzuwenden. Das Vor- und Zurückziehen der Haut kann man bei den Vertretern dieser Gruppe fast nie beobachten, nur beim Kriechen durch den Lattengang (seitliches Anpressen) und zuweilen als gelegentlichen Versuch, wenn die Tiere sich bemühen an der Glasscheibe des Behälters einen Halt zu finden.

V. Baumschlangen. Über diese Gruppe wurde das Wesentliche schon gesagt. Sie stellen eine Modifikation der Laufschlangen dar, die in höchstem Maße an das Baumleben angepaßt ist. Sie gleiten von Zweig zu Zweig, wobei sie sich neben horizontalen Wellenbewegungen auch einer vertikalen bedienen, die bei ihnen das wesentlichste Moment der Vorwärtsbewegung darstellt.

VI. Schleichen. Wenn auch die Bewegungen der Schleichen in hohem Maße mit denen der Schlangen übereinstimmen, so kann man sie doch nicht irgendeiner der Bewegungsgruppen der Schlangen zurechnen. Da der Körper dieser Tiere nicht so geschmeidig ist, wie der Schlangenkörper, ergibt sich eine wesentlich plumpere Fort-

bewegungsweise. Sie kriechen mit Hilfe des Schneckenprinzips, vermögen unter Ausnutzung fester Punkte zum Abstoßen zu schlängeln, beherrschen das seitliche Anpressen und das Herausdrücken der Rippen. Der Schwanz, der für die Fortbewegung bei den Schlangen keine Bedeutung hat, dient ihnen als Hilfsmittel beim Schlängeln wie beim Abstoßen. Besonders gilt dies für Ophisaurus, während Blindschleichen, die ebenfalls den Schwanz benutzen, nicht wesentlich in ihren Bewegungen gestört sind, wenn er abgebrochen ist.

C. Biologische Auswertung.

Beim Vergleich der einzelnen Bewegungsgruppen lassen sich eine Reihe interessanter Gesichtspunkte finden, die Beziehungen darstellen zwischen der Lebensweise einerseits und der Anwendung der einzelnen Bewegungsmöglichkeiten und damit Hand in Hand gehend dem Körperbau andererseits. Die Riesenschlangen die im System an niedriger Stelle stehen, kann man auch in bezug auf die Bewegung als primitive Formen betrachten. Ihre Bewegungen sind plump und im Verhältnis zu anderen Schlangen unbeholfen, jedoch befähigt sie ihre außerordentlich starke Muskulatur zu erstaunlichen Kraftleistungen. Andererseits muß man sie als Kraftverschwender bezeichnen, da ihnen das fein abgestimmte Zusammenarbeiten der einzelnen Bewegungstypen fehlt und sie die Fülle von günstigen Gelegenheiten, beim Kriechen Kraft zu sparen, nicht auszunutzen verstehen. Betrachtet man die Riesenschlangen als eine der Grundform der Schlangen in ihren Bewegungen noch nahestehende Gruppe, so kann man bei den folgenden Bewegungsgruppen eine deutliche Gabelung in zwei Richtungen feststellen. Während die Viperiden „Bauchkriecher“ bleiben, was sich vor allen Dingen bei den großen Formen zeigt, die zwar wesentlich kürzer sind, in der Masse aber den Riesenschlangen gleichen, schlagen die Laufschlangen eine ganz andere Richtung ein, die die Ausbildung eines langen und dünnen Körpers begünstigt. Ein wesentlicher Unterschied zwischen den Riesenschlangen und den Kriechschlangen besteht in der Ausbildung desjenigen Hautteiles, der beim Kriechen dem Boden aufliegt und damit aktiv an dem Zustandekommen der Bewegung beteiligt ist. Da bei diesen Schlangen die Hautmuskulatur für die Fortbewegung von überwiegender Bedeutung ist, ist sie auch relativ stark entwickelt. Der wirksame Teil des Bauches ist bei den Viperiden den Riesenschlangen gegenüber erheblich verbreitert. Der ganze Bauch ist mit Schienen bedeckt,

die an beiden Seiten hochgebogen sind und noch etwa so viel von der Körperseite bedecken, wie eine Schuppe einnimmt. Die abgebildeten Querschnitte durch Schlangen verschiedener Bewegungsgruppen verdeutlichen die Unterschiede (Fig. 19). Die kurzen, stark muskulösen plumpen solenoglyphen Giftschlangen, typische Kriechschlangen, sind in überwiegender Mehrzahl nicht imstande, schnell zu laufen. Sie lauern ihre Beute auf oder schleichen sie an, um sie dann durch blitzschnellen Biß zu vergiften. Die Riesenschlangen verhalten sich ähnlich, sie halten ihre Beute fest und erwürgen sie. Man hört oft,

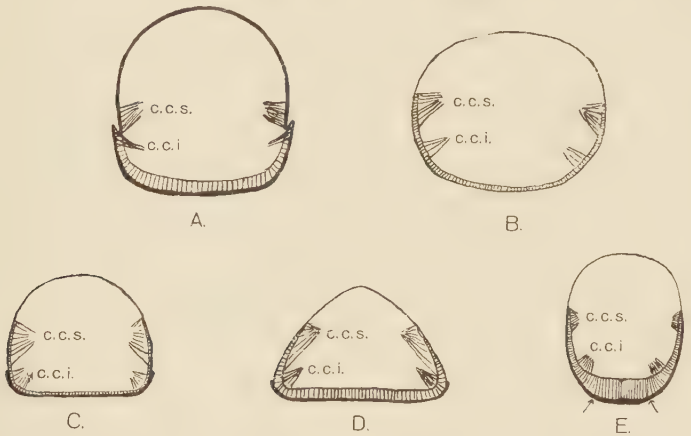

Fig. 19. Querschnitte durch Schleichen und Schlangen. A *Ophisaurus apus*. B *Anguis fragilis*. Beide auf annähernd gleichen Umfang gebracht. C *Coelopeltis monspessulana*. D *Vipera ammodytes*. E *Boa constrictor*. C, D, E auf gleichen Umfang gebracht. Die Querschnitte zeigen die Lage und verhältnismäßige Stärke der Hautmuskulatur (quergestrichelt), sowie die verschiedene Breite der Kriechfläche. Die Pfeile bei E. zeigen die Ausdehnung der Bauchschiene an. Im Gegensatz zum Schema, das von einem fixierten Tier genommen werden mußte, liegt bei *Boa* die Haut bis zum Ansatz der unteren Hautrippenmuskeln beim Kriechen dem Boden auf. *ccs* obere, *cci* untere Hautrippenmuskeln. Diese Muskeln sind der Deutlichkeit halber perspektivisch falsch gezeichnet, sie verlaufen annähernd parallel der Seitenhaut.

daß die starken Riesenschlangen und die mit gefährlichen Giftzähnen ausgerüsteten Viperiden es nicht „nötig hätten, schnell zu laufen". Es erscheint mir jedoch viel wahrscheinlicher, daß diese Tiere noch auf geringer Organisationshöhe stehen, bzw. sich in der angedeuteten Art zu speziellen Kriechschlangen entwickelt haben. Die proteroglyphen Nattern, die ebenfalls recht gefährliche und schnell wirkende Giftwaffen haben, vermögen sehr schnell zu laufen.

Den anderen Weg haben die Nattern eingeschlagen. Ihr langgestreckter Körper bringt es mit sich, daß das Kriechen nicht mehr

in erster Linie zur Fortbewegung benutzt wird, sondern es wird durch eine andere, schneller fördernde Bewegungsart verdrängt, durch das Schlängeln. Wegen der großen Geschwindigkeit, die diese Schlangen erreichen, habe ich sie als Laufschlangen bezeichnet. Den Unterschied zwischen den beiden Hauptgruppen bemerkt man am besten, wenn man Kreuzottern oder Ringelnattern fängt. Während man die fliehende Kreuzotter bequem einholt, ohne zu laufen, ist die Ringelnatter, wenn sie den Fänger frühzeitig bemerkt, oft in der Lage, zu entkommen, da man sie in einem für das Tier günstigen Gelände kaum einholen kann. Da die Schlangen, wenn sie beunruhigt sind, und noch dazu auf einem gänzlich ungewohnten Untergrunde liegen, diejenigen Bewegungsformen anzuwenden versuchen, die ihrer Natur am meisten entsprechen, kann man diesen Unterschied zwischen Lauf- und Kriechschlange auch sehr schön in folgendem Versuch zeigen. Man legt eine Kreuzotter und eine *Zamenis dahli*, das europäische Extrem der Laufschlangen nebeneinander auf eine Glasscheibe. Während die Kreuzotter mit ihrem Regenwurmprinzip verhältnismäßig gut von der Stelle kommt, versucht *Zamenis dahli* durch heftiges Schlängeln zu entweichen. So viel sie auch auf dem glatten Untergrunde schlängeln und schlagen mag, sie kommt nicht vorwärts. Trotzdem habe ich diese Schlangen niemals, auch wenn sie nicht beunruhigt waren, mit anderen Bewegungstypen auf der Glasscheibe arbeiten gesehen, obgleich sie dazu in der Lage sein müßten, da sie unter anderen Bedingungen, z. B. im Lattengang sich genau so verhalten, wie andere Laufschlangen und damit zeigen, daß sie auch anderer Bewegungsarten fähig sind. Vielleicht läßt sich diese eigenartige Erscheinung dadurch erklären, daß *Zamenis dahli* das Regenwurmprinzip nicht anzuwenden versteht und daher auf der Glasscheibe so hilflos ist.

Manche Nattern, *Coelopeltis*, *Coluber*, *Zamenis gemonensis*, habe ich, wenn die Tiere auf der Flucht oder im Angriff waren, springen sehen. Selbst auf glattem Boden schnellen sie beim Schlängeln so schnell vor, daß sie ein ziemliches Stück durch die Luft geschleudert werden. Eine *Zamenis gemonensis* var. *caspica* sprang beim Versuch zu beißen 80 cm weit und etwa 50 cm hoch.

Wie sich an den Baumschlangen zeigt, verliert die Wirbelsäule Hand in Hand mit dem Längerwerden des Körpers an Beweglichkeit. Bei diesen Schlangen sind die Schienen und damit auch der Rippenabstand relativ wesentlich länger, als bei anderen Schlangen. Infolgedessen sind diese Tiere nicht in der Lage, so enge Windungen

zu ziehen, wie die erdbewohnenden Nattern. Ihr Körper gleicht vielmehr einem etwas steifen Draht. In ihrem Medium, den Zweigen, sind sie außerordentlich flink, auf der Erde dagegen ungeschickt und schwerfällig.

Man kann mit gutem Recht sagen, je dünner und länger eine Schlange ist, desto schneller vermag sie zu laufen. Andererseits, je länger der Körper (relativ), desto mehr bedient sie sich des Schlängelns, je plumper der Körper, desto mehr ist sie auf Kriechen angewiesen. Für die erdgebundenen Schlangen muß man allerdings ein gewisses Maximum der Länge annehmen, dessen Überschreitung sich für das Tier wieder ungünstig auswirkt. Für die Baumschlangen ist der überaus lange schlanke Körper vorteilhaft, da er die Reichweite erhöht und damit die Bewegungsmöglichkeiten im Gezweige vergrößert. Für das Klettern in Bäumen scheint auch eine scharfe Bauchkante von Nutzen zu sein; jedenfalls haben fast sämtliche Kletterschlangen, gleichgültig, ob sie Baumkriecher oder „Baumläufer" sind, solche scharfen Bauchkanten, die sogar noch mit einem langen Kiel versehen sein können. Auch bei den Kletterschlangen finden wir wieder dieselben Erscheinungen, wie bei den Landschlangen. Während die Äsculapnatter auf der Erde eine typische Laufschlange ist, ist sie in den Bäumen eine regelrechte Kriechschlange. Im Verhältnis zu den Baumschlangen ist sie kurz und dick.

Es ist auffallend, daß sich die schnellaufenden Schlangen vorwiegend mit dem Auge, die Kriechschlangen mit dem Geruchssinn zu orientieren scheinen. Besonders deutlich zeigt sich dieser Gegensatz zwischen den langsamen (*Coronella*, *Coluber*, *Tarbophis*) und schnellen Formen der Laufschlangen (*Tropidonotus*, *Coelopeltis*, *Zamenis*).

Es folgt eine Tabelle, die die Verhältnisse der Körperlänge zum Umfange verschiedener Schlangen anzeigt. Die dort angegebenen Zahlen habe ich dadurch erhalten, daß ich die Länge des Tieres durch den Umfang dividiert und das Ergebnis durch 10 geteilt habe. So erhält man die Zahl, die angibt, um wieviel eine Schlange bei gleichem Umfang länger oder kürzer ist, als eine andere. Die Tiere sind nach Bewegungsgruppen geordnet. Die Werte sind angenähert und abgerundet, da ganz exakte Messungen sich an Schlangen nicht mit absoluter Sicherheit und Genauigkeit durchführen lassen; jedoch dürfte der Fehler 0,1 nicht überschreiten.

Längen- und Umfangsverhältnisse der Schlangen.

Art	Verhältniszahl	Bewegungsgruppe
Boa constrictor (Alk.)	1,5 (jung)	Kriechschlange
Eunectes murinus	1,0	„
Python molurus (Lit.)	1,0	„
Crotalus (Lit.)	0,75	„
Bitis arietans (Lit.)	0,5	„
Vipera ammodytes	1,0	„
Vipera berus	1,0	„
Coronella austriaca	1,5	Langs. Laufschlange
Tarbophis fallax	1,5	„ „
Coelopeltis monspessulana	1,6	Laufschlange
Zamenis gemonensis	1,7	„
Tropidonotus tesselatus	1,8	„
Tropidonotus natrix	2,0	„
Zamenis dahli	4,5	„
Dryophis prasinus Boi. (Alk.)	5,0—8,0 *)	Baumschlange
	*) (bei ganz jungen Tieren)	

Alk. hinter dem Artnamen bedeutet, daß die Maße an Alkoholpräparaten genommen sind, Lit. Maße stützen sich auf Literaturangaben.

D. Zusammenfassung.

I. Die Schlangen und Schleichen stimmen in ihrem anatomischen Bau weitgehend überein. Besonders die Haut- und Hautrippenmuskulatur weist keine wesentlichen Unterschiede auf.

II. Die Schlangen und Schleichen haben eine ganze Reihe verschiedener Bewegungsmöglichkeiten, die als „Bewegungstypen" bezeichnet wurden. Das bei der Bewegung herrschende Prinzip wurde „Bewegungsprinzip" genannt. Ein Bewegungsprinzip kann mehreren Bewegungstypen zugrunde liegen.

III. Es konnten folgende Bewegungstypen und Prinzipien unterschieden werden:

1. Das Schneckenprinzip. Von hinten nach vorn verlaufende Wellenbewegung des ganzen Bauches, hervorgebracht durch abwechselndes Spannen und Entspannen der Hautmuskulatur. Die Schienen bzw. die Bauchschuppen und vor allen Dingen die elastischen bindegewebigen Verbindungen der Schienen spielen bei diesem Bewegungsprinzip eine ausschlaggebende Rolle. Die Rippen sind daran nicht beteiligt. Wichtigstes Bewegungsprinzip der Schlangen und Schleichen.

2. Das Vor- und Zurückziehen der Haut. Spezielle Form des Schneckenprinzips. Dieser schon von BUFFA beschriebene Bewegungstyp, dem man für die gesamte Schlangenbewegung

größte Bedeutung zugesprochen hatte, spielt bei den meisten Schlangen keine Rolle. Wird im wesentlichen nur von den Riesenschlangen und den großen Viperiden gebraucht, den Schleichen fehlt er vollkommen.

3. Das Herauspressen der Rippen an Kanten. Bei allen Schlangen und Schleichen.

4. Das „Regenwurmprinzip". Während bei diesem Bewegungstyp ein Teil des Körpers fixiert wird, kann der andere Teil vorgeschoben werden; unter Umständen wird er dabei angehoben. Wichtigstes Bewegungsprinzip der kurzen dicken Schlangen, den Schleichen unmöglich.

5. Benutzung fester Stützpunkte zum Abstoßen. Eventuell unter Verlagerung der Wirbelsäule. Bei allen Schlangen und Schleichen.

6. Schlängeln im Wasser und auf dem Land bei Seitenwiderstand. Im Wasser bei allen Reptilien, auf dem Land bei vielen Schlangen und den Schleichen.

7. Schlängeln auf dem Lande (ohne Seitenwiderstand). Nur in Verbindung mit dem Schneckenprinzip möglich. Bauchschienen werden hochgehoben, solange ihre Stellung durch die Schlängelbewegung für eine Vorwärtsbewegung ungünstig ist. Nur bei den Nattern.

8. Seitliches Anpressen in engen Gängen. Bei allen fußlosen Reptilien.

9. Balanzieren über Drähte und Zweige. Rechts und links wird der Draht umgriffen, wobei sich das Tier durch Druck zum Drahte hin anpreßt. Es findet kein Umringeln statt. Nur bei Schlangen.

10. Einpressen der Bauchkanten beim Klettern in Spalten. *Coluber.*

11. Laufen über lockeren Sand zur Seite hin. *Cerastes.*

12. Baumschlangen durch eine Art vertikales Schlängeln. Nur bei den echten langgestreckten Baumschlangen.

13. Dorsoventrales Abplatten beim Schwimmen. *Tropidonotus.*

IV. Häufig wird eine Reihe verschiedener Bewegungstypen gleichzeitig angewandt. Sie scheinen reflektorisch ausgelöst zu werden Auf ganz ungewohntem Gelände (Glas) wenden die Tiere meist diejenige Bewegung an, die ihrer Natur am meisten entspricht, auch wenn sie versagt.

V. Die fußlosen Reptilien lassen sich in verschiedene Bewegungsgruppen einteilen.

1. Seeschlangen.
2. Erdschlangen.
3. Kriechschlangen, hierher Viperiden und Riesenschlangen.
4. Laufschlangen. Hierher Nattern.
5. Baumschlangen.
6. Schleichen.

VI. Die Vertreter der verschiedenen Gruppen zeigen merklich verschiedenen Körperbau.

An dieser Stelle möchte ich es nicht versäumen, Herrn Prof. Hesse für die Überlassung des Themas, für das stete Interesse an der Arbeit und manche wertvollen Ratschläge und Anregungen meinen besten Dank auszusprechen. Ferner danke ich Herrn Dr. med. K. Kramer, Mühlheim (Ruhr), der es mir ermöglichte, Untersuchungen vor dem Röntgen-Schirm anzustellen; Herrn Oberpräparator Baroke vom Zoologischen Institut für die Anfertigung der Photographien und Reproduktionen, sowie Herrn Dr. Ahl vom Museum für Naturkunde, der mir das notwendige Alkoholmaterial zur Verfügung stellte.

Literaturverzeichnis.

Brehm's Tierleben, 1913, Vol. 5, bearb. von F. Werner.

Buffa, P., 1905, Richerche sulla muscolatura cutanea dei serpenti, in: Atti Accad. sc. veneto-trentino-istriana.

—, 1905, Lo sviluppo della muscolatura cutanea del Tropidonotus, ibid., N.S., Vol. 2.

D'Alton, E., 1834, Beschreibung des Muskelsystems eines Python bivittatus, in: Arch. Anat. Physiol. u. wiss. Med.

Gegenbaur, C., 1898, Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere, Leipzig.

Hesse-Doflein, 1910, Tierbau und Tierleben, Vol. 1, Berlin-Leipzig.

Hoffmann, K., 1890, Reptilien, in: Bronn's Klass. Ordn., Vol. 6. 2, 3, Leipzig.

Ihle, v. Kampen, Nierstrasz, Versluys, 1927, Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere, Berlin.

Maurer, F., 1896, Die ventrale Rumpfmuskulatur einiger Reptilien, in: Festschr. Gegenbaur, Vol. 1, Leipzig.

—, 1898, Entwicklung der ventralen Rumpfmuskulatur bei Reptilien, in: Morphol. Jahrb., Vol. 26.

Remane, A., 1924, Reptilia in: Biol. der Tiere Deutschl., Vol. 50.

Lebenslauf.

Geboren am 3. Mai 1907 zu Duisburg als Sohn des Dr. med. Ernst Wiedemann und seiner Ehefrau Emma geb. Simon besuchte ich zunächst das Humanistische, dann das Realgymnasium zu Duisburg, wo ich 1927 die Reifeprüfung ablegte. Ich studierte zunächst in Bonn, dann in Berlin, wo ich als Schüler des Herrn Prof. Dr. R. Hesse im Zoologischen Institut Zoologie studierte und vorliegende Arbeit ausführte. Aus demselben Institut ging auch eine Arbeit hervor „Zur Biologie der Nahrungsaufnahme europäischer Schlangen“ (Zool. Jahrb., Vol. 61, Syst., 1931).